Xe SÉRIE T. III. Nos 1 à 3

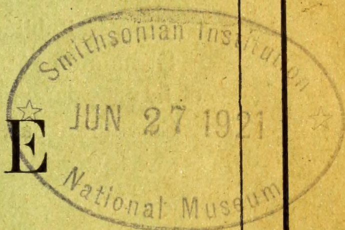
ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE



COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME III. — Nos 1 à 3

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1921

Ce fascicule a été publié en avril 1921.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	(*Rare.*)
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	450 fr.
(*Les années 1844 et 1853 sont épuisées.*)		
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
(*Les années 1854 et 1863 sont épuisées.*)		
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1874-1885).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1917).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1919-1920).	Tomes I et II.	40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891). Chaque volume................ 20 fr.

22 volumes............................... 440 fr.

Cette publication a été remplacée par le

ANNALES DE PALÉ

publiées sous la direction d

Abonnement ann

Paris et Départements... 50 fr. — Étr

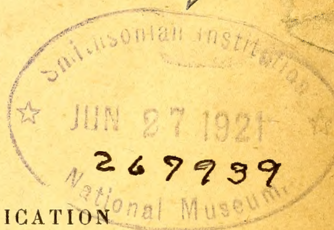
Le Fascicule : 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

BOTANIQUE



COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

DIXIÈME SÉRIE

TOME III

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1921

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE LA FEUILLE DES MOUSSES

PAR

M. POTTIER

Recherches sur le développement de la feuille des Mousses

Avant d'exposer mes recherches personnelles, il me semble indispensable de faire un résumé complet des travaux déjà parus sur le développement de la feuille des Mousses.

Le premier botaniste, à ma connaissance, qui s'occupa de cette question fut le Belge Charles Morren en 1840 (1).

Il choisit pour objet l'*Hypnum lucens* L. plus connu aujourd'hui sous le nom de *Pterygophyllum lucens* (L.) Bridel.

Il se représentait le cloisonnement d'une feuille de cette espèce comme celui d'un sac embryonnaire de Phanérogame angiosperme, c'est-à-dire allant des bords vers le centre. Son erreur provient de ce qu'il n'employait aucun réactif : ni colorant, ni fixateur, ni même d'éclaircissants. Il prit pour une simple cellule ce qui, en réalité, constituait déjà une feuille très jeune. Les cloisons cellulaires n'étaient visibles pour lui qu'au moment où elles commençaient à changer de nature chimique ; ce qui est le premier signe de leur différenciation.

Le plus ancien auteur qui ait étudié cette embryogénie a donc fait des constations complètement en accord avec mes conclusions : à savoir, que ce sont les bords de la feuille et la pointe qui se différencient en premier lieu.

Il observa que, dans une feuille de 1 millimètre de longueur, les cellules sont presque toutes carrées et plus petites au milieu que sur les bords ; et même que le contenu de ces cellules marginales est moins dense que celui des cellules médianes. A un stade plus avancé ce serait l'inverse qui aurait lieu. Ce dernier processus doit être dû à ce que la forme définitive de la feuille de l'*Hypnum lucens* L. est très élargie. Nous

verrons en étudiant le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw., dont la feuille est également très arrondie, qu'à la fin du développement la croissance est maxima à la périphérie. Cependant la marge elle-même et la cellule initiale, qui n'est autre qu'une cellule de marge située à la pointe, cessent leur développement de très bonne heure. Ce dernier exemple a permis néanmoins à Nägeli de donner une apparence de vraisemblance à ses vues erronées.

Schleiden en 1845 avoue dans sa Morphologie que les connaissances de son temps sur cette question laissent beaucoup à désirer.

C'est à cette époque que Carl Nägeli (2), dans une revue publiée en collaboration avec M. J. Schleiden, attaque les théories de ce dernier sur le développement de la feuille des Mousses.

Schleiden prétendait que la pointe serait toujours la partie la plus âgée d'une feuille et que cet organe serait poussé hors de la tige.

Pour Nägeli la feuille serait formée à l'origine d'une seule cellule placée sur le côté de la pointe de la tige. Il aurait observé celle cellule chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., *Hypnum lycopodioides* Sanio, *Phascum cuspidatum* Schreb., *Leskea complanata* Hedw. Il décrit (*loc. cit.*, p. 178 à 181) et figure (*loc. cit.*, pl. II, fig. 15 à 20) le développement de la feuille chez *Phascum cuspidatum* Schreb. et *Leskea complanata* Hedw.

Les figures 15 à 20 de son travail représentent des jeunes feuilles de *Phascum cuspidatum* Schreb. vues de face. Il ressort de leur inspection que la cellule initiale à 2 pans de la feuille émet 2 files de segments séparés par une ligne en zig-zag délimitant la file de segments de droite de celle de gauche. En examinant ces segments des plus jeunes aux plus âgés on peut se rendre compte de la manière dont se produit le développement de chacun d'eux. La première cloison qui se forme dans un segment est parallèle au bord libre de la feuille et divise donc le segment en deux cellules : l'une marginale et l'autre interne. Dans un segment plus âgé on voit la cellule marginale divisée par une cloison perpendiculaire au bord de la feuille, alors que la cellule interne est restée indivise.

Dans un segment encore plus âgé la cellule interne est toujours indivise, alors que les 2 cellules issues de la cellule marginale se sont chacune divisées en 2 cellules par des cloisons parallèles au bord de la feuille. J'ai décrit ce développement d'après les figures 15, 16 et 17 de la planche II de ce travail. Les figures 18, 19 et 20 représentent des pointes de feuilles plus âgées montrant un deuxième type de développement. Il ressort de ces dessins que la première cloison qui apparaît dans la cellule appelée par moi interne est parallèle au bord de la feuille et apparaît d'une façon plus précoce que dans le premier type. Je n'insisterai pas davantage sur ces 2 modes de développement que Nägeli exprime par des formules. On retrouverait toujours chez les Mousses soit l'un soit l'autre et ils alterneraient entre eux suivant les parties de la feuille, les individus, les espèces et les genres. On rencontrerait surtout le premier type lorsque l'initiale de la feuille est allongée dans le sens du plan de symétrie de celle-ci. J'ai remarqué dans les dessins de Nägeli l'asymétrie des 2 côtés de la feuille, mais il n'en parle pas.

Il fait plus loin une très juste critique du travail de Morren et remarque que des feuilles de Mousses ayant 1/4 ou 1/3 d millimètre sont déjà formées de nombreuses cellules et non d'une seule comme le prétendait l'auteur belge. Nägeli a entrepris de vérifier ces résultats chez *Hypnum lycopodioides* Sanio Il a constaté que des feuilles longues de 1/9 à 1/13 de millimètre ont déjà formé toutes leurs cellules et possèdent l'aspect de feuilles adultes. Il a vu au début la croissance progresser suivant le mode centripète à partir de la pointe et des bords de la feuille. Ceci expliquerait pourquoi les cellules internes auraient déjà un contenu vert alors que les cellules externes seraient encore remplies d'une substance mucoïde incolore. Mais à ce premier stade en succéderait un autre (décrit page 184 et 185 de son travail) pendant lequel les cellules deviendraient plus grandes, les membranes plus épaisses ; de la substance extracellulaire serait sécrétée et donnerait aux parois leur double contour. Le contenu cellulaire deviendrait nettement granuleux, les plastides chlorophylliens apparaîtraient et s'appliqueraient contre les parois cellulaires dont le

contenu muqueux se transformerait en un liquide clair comme de l'eau. Ce que je retiens surtout dans la description de Nägeli c'est que ce seraient les cellules supérieures qui s'étireraient et transformeraient leur contenu tout d'abord. Cette métamorphose progresserait de cellule en cellule vers la base de la feuille. Les cellules inférieures seraient encore petites et munies de membranes délicates avec un contenu muqueux peu coloré alors que les cellules supérieures seraient beaucoup plus grandes, contiendraient un liquide clair comme de l'eau et des grains de chlorophylle contre les parois. Nägeli conclut que la multiplication cellulaire progresse de la base vers la pointe tandis que la croissance des cellules se produit d'abord à la pointe et se transmet ensuite à la base. Il prétend que Schleiden a tort de soutenir que les cellules inférieures de la base d'une jeune feuille, qui sont encore petites et à plasma homogène, soient susceptibles de se multiplier.

Dans la deuxième édition de ses Grundzüge (3) Schleiden en 1846 n'avait pas encore composé sa réplique. Il dit simplement (page 66 de la 2e partie) que ses recherches sur l'origine des feuilles sont encore très fragmentaires, mais montreraient, tout au moins d'une façon certaine chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., que la feuille des Mousses est poussée hors de l'axe, ce qui serait aussi le cas chez les Phanérogames.

En 1849 (4) il écrivit une thèse en latin où il décrivit le développement de la feuille du *Sphagnum squarrosum* Pers. in Schrad.. Il recommença cette description en allemand dans la troisième édition de ses Grundzüge (3) (pages 56 à 58) et en 1861 dans la quatrième édition (identique à la précédente).

Schleiden aurait choisi le *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. comme matériel d'études à cause de la disposition spéciale des cellules de la feuille adulte. Cette particularité permettrait de faire des observations plus sûres que dans les feuilles à cellules à peu près toutes semblables entre elles.

Il distingue trois stades dans le développement de la feuille : le premier processus de multiplication cellulaire se produirait à la pointe de la tige, d'où les cellules nouvellement formées seraient repoussées (hervorgeschoben). Puis vient un processus de formation de cellules-filles de premier ordre, commençant

par la cellule terminale et gagnant la base de la feuille. Enfin il se produirait dans ces dernières cellules une nouvelle for mation de cellules-filles de deuxième degré, qui se distingueraient facilement des premières par leur disposition particulière. Cette deuxième multiplication n'affecterait aucune des cellules du bord de la feuille (la cellule terminale de la feuille étant comprise dans celles-ci), mais elle commencerait dans la cellule située immédiatement sous la cellule terminale et se propagerait de là peu à peu vers la base et en même temps du bord vers le milieu ; de telle sorte que le groupe de cellules en état de multiplication formerait un triangle dont la base coïnciderait avec la base de la feuille et qui irait toujours en diminuant. Ayant ainsi tracé les grandes lignes il reprend chaque phase en détail.

La feuille naîtrait sous forme d'une seule cellule, à côté de la cellule initiale de la tige. Bientôt apparaîtraient deux autres cellules, de chaque côté de cette initiale de la feuille. Schleiden soutient l'idée quelque peu étrange que ces deux cellules seraient expulsées hors de la tige. Il l'appuie sur le fait qu'il n'a jamais pu observer un stade où ces deux cellules auraient été plus petites que l'initiale de la feuille et où les cloisons qui les séparent de celle-ci auraient été plus minces que les autres. Nous verrons plus loin la réponse de Nägeli à ces assertions.

Au deuxième stade les cellules se multiplieraient si rapidement que Schleiden crut voir souvent des cellules se diviser simultanément en quatre.

Aussitôt que ce deuxième processus de formation cellulaire aurait cessé à la pointe de la feuille, et avant même qu'il n'ait abandonné la base, commencerait le dernier stade de multiplication. Il se distinguerait des précédents en ce qu'il n'affecterait pour ainsi dire pas la cellule terminale et les cellules marginales. Ces dernières ne feraient que s'allonger. Chaque cellule subissant ce dernier mode de division donnerait trois cellules-filles, placées de telle sorte que l'une d'elles confondrait un de ses côtés avec celui de la cellule-mère, les deux autres étant placées l'une à côté de l'autre, perpendiculairement à cette longue cellule. De ces trois cellules-filles l'une devien-

drait une cellule vide tandis que les deux autres s'allongeraient et donneraient les cellules chlorophylliennes qui parcourent la feuille en forme de réseau. Ce dernier processus, comme tous les autres, commencerait à la pointe de la feuille et se propagerait vers la base. Les cellules les plus âgées de la feuille seraient toujours à la pointe (sauf évidemment quand un nouveau processus de division commence à la pointe, ce qu'il omet de faire remarquer).

Schleiden apporte enfin un dernier argument à sa conception par l'emploi de réactifs chimiques. Il remarque qu'en faisant agir sur différents tissus cellulaires de l'iode dissous dans l'iodure de potassium, et en traitant ensuite par l'acide sulfurique moyennement concentré, les jeunes cloisons conservent une couleur jaune, même après des heures, tandis que les vieilles parois se colorent en un beau bleu de violette (Veilchenblau). Les membranes d'âge moyen prennent par ce réactif toutes les teintes intermédiaires, telles que le rouge vin. En faisant agir ce colorant sur des feuilles de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., Schleiden constate que, sans exception, la pointe de la feuille se colore dès sa formation en rouge vin tirant sur le bleu, tandis que les cellules de la base apparaissent toujours colorées en jaune jusqu'à la fin du développement de la feuille. Ces dernières seraient donc toujours les plus jeunes.

Je dirai maintenant un mot de la thèse de Schimper (5) soutenue en 1848. Elle n'apporta guère de résultats nouveaux. Il a étudié principalement les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. parce que les jeunes bourgeons en sont plus faciles à isoler et qu'il espérait expliquer la structure anormale de leurs feuilles (Les derniers travaux de Schleiden ne devaient paraître en effet que l'année suivante. J'en ai parlé précédemment pour ne pas trop séparer son travail de celui de Nägeli). Schimper a étendu ses recherches à quelques autres Mousses : le *Polytrichum formosum* Hedw., le *Diphyscium foliosum* Mohr. et le *Fontinalis antipyretica* L. Mais il ne dit rien qui mérite d'être signalé.

Il écrit cependant page 84 de son travail à propos des figures 7 et 8 : « Jeunes feuilles dont une partie des cellules s'est déjà constituée en dents ; pour montrer que la partie supérieure

des feuilles acquiert son développement complet avant que la partie inférieure soit formée. » Mais ce qu'il entend par développement est sans doute la différenciation.

En 1851 parut le fameux travail d'Hofmeister (6) dans lequel il étudia encore le *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. puis la curieuse feuille du ***Fissidens*** Hedw.

La feuille de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. (*loc. cit.*, p. 62) se formerait au moyen d'une initiale à 2 pans perpendiculaires l'un sur l'autre. Hofmeister place la fin de l'activité fonctionnelle de cette initiale juste au moment où commencent à se produire les divisions des cellules mères qui donneront chacune 2 cellules chlorophylliennes et une cellule vide. Ce dernier processus commencerait à la pointe de la feuille et gagnerait rapidement la base en épargnant les bords. L'allongement des cellules à chlorophylle se propagerait de même de la pointe à la base. Les cellules du bord de la feuille se diviseraient une seule fois et seulement en partie au moyen de cloisons perpendiculaires au bord de la feuille. Toutes les cellules auraient, au début, possédé de la chlorophylle, mais celle-ci disparaîtrait bientôt dans les futures cellules vides tandis qu'elle se multiplierait dans les autres. La feuille prendrait de plus en plus une forme concave. Les fibres et cercles spiraux apparaîtraient enfin dans les cellules qui ont perdu leur chlorophylle. Il se produirait quelquefois une division supplémentaire de ces cellules vides avant l'apparition des ornementations. Il arriverait aussi que de nombreuses cellules chlorophylliennes se fragmentent par des cloisons transversales.

Hofmeister fait une intéressante comparaison entre ce mode de développement et la formation des feuilles de la plupart des autres Mousses telles que : *Phascum* Schreb., *Bryum* Dill., *Hypnum* Dill., *Polytrichum* Dill. décrites par Nägeli. D'après Hofmeister il y aurait entre le développement de la feuille de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. et celui de ces dernières une importante différence. On ne pourrait en effet constater chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. de divisions cellulaires dans la base foliaire après que l'initiale de la feuille aurait cessé son fonctionnement; à la dernière division de l'initiale, le bord de la feuille aurait un nombre presque constant de cellules (très

régulièrement 18 à 20 chez *Sphagnum acutifolium* Ehrh.) qui serait plus tard doublé par division transversale des cellules marginales. Chez les autres Mousses, au contraire, le nombre des cellules de la base augmenterait encore considérablement lorsque la cellule initiale aurait fini son fonctionnement, qu'elle se serait énormément allongée ainsi que les cellules voisines, dont le contenu serait devenu transparent et dont les parois se seraient fortement épaissies. Ce dernier type de développement serait spécialement net chez *Polytrichum* Dill. et *Fissidens* Hedw..

Chez le *Fissidens* Dill., Hofmeister remarque que les très jeunes feuilles ressemblent aux ébauches foliaires de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh.. Mais lorsque la feuille aurait déjà 5 cellules de hauteur le processus de multiplication cellulaire se modifierait de telle sorte que les 2 files de cellules placées de chaque côté de la ligne médiane seraient 2 fois plus longues que les voisines. La feuille continuerait à s'élargir par les divisions ultérieures des cellules de son bord. La formation de la poche à la base de la feuille commencerait lorsque celle-ci aurait une largeur de 8 cellules ; puis, lorsque la feuille aurait atteint environ $0^{mm},27$ de longueur, sa cellule initiale cesserait de fonctionner. La multiplication ultérieure serait uniquement basilaire ; et son intensité serait prouvée par le fait que le nombre des cellules de la feuille à son insertion pourrait être égal à 30.

Hofmeister explique ensuite la formation de la nervure au moyen de cloisons parallèles à la surface foliaire.

Il donne aussi son opinion sur la polémique entre Nägeli et Schleiden. Il trouve plaisant que ces deux auteurs aient étendu *a priori* les résultats obtenus sur les Mousses à tout le règne végétal et spécialement aux Hépatiques. Pour lui, il s'est efforcé de montrer que chez les Mousses la vérité est entre les deux extrêmes : que la première ébauche de la feuille se formerait par des divisions renouvelées de la cellule initiale, (Ainsi, dans un rudiment de feuille de *Polytrichum* Dill. présentant 24 cellules de longueur, la pointe serait la partie la plus jeune) ; mais les cellules de la base du rudiment foliaire commenceraient alors, dans la plupart des cas, une active multiplication, qui donnerait à la feuille le nombre

total de ses cellules. C'est à cette théorie que je me rallie en lui apportant des arguments d'ordre cytologique.

Ici se place historiquement la réplique définitive de Nägeli à Schleiden (7) parue en 1855. Il reprend l'étude du *Sphagnum squarrosum* Pers. et y ajoute celle du *Sphagnum cymbifolium* Ehrh.. Il fait remarquer que, si la cellule initiale de la feuille était repoussée hors de la tige comme le prétend Schleiden, elle conserverait une forme en demi-cercle et ne prendrait pas la forme en coin, explicable seulement, par son mode de cloisonnement. Il a fait de plus des mesures de l'initiale de la feuille. Il aurait constaté que cette cellule au début de 16 à 20 micromillimètres, mais qu'elle diminue de surface et de volume. Ainsi la cellule initiale d'une feuille formée de 400 à 500 cellules présenterait seulement en surface le 1/10 de la cellule primordiale. Le rapetissement progressif de l'initiale proviendrait de ce qu'elle perd plus dans ses divisions qu'elle ne gagne par sa croissance. La dernière mesure indiquée plus haut se rapporterait au moment où la cellule terminale se serait divisée pour la dernière fois ; à partir de ce moment elle deviendrait de plus en plus grande jusqu'à la fin du développement.

A l'argument présenté par Schleiden, que les premières cloisons ne sont pas particulièrement délicates, Nägeli répond que dans une feuille de 10 à 20 cellules on ne peut voir aucune différence entre les parois d'âges divers. Schleiden prétendait aussi qu'au stade de 3 cellules les 2 cellules de base n'étaient pas plus petites que la cellule originelle. Nägeli lui oppose ses propres observations, d'après lesquelles chacune de ces cellules serait à peine le tiers de la cellule terminale et toutes trois ensemble n'occuperaient guère un volume plus grand que celui de la cellule originelle mesuré juste au moment qui précède sa division.

Pour la suite du développement il n'ajoute guère que des détails. C'est ainsi qu'au moment où les cellules-mères losangiques se divisent deux fois pour donner 2 cellules chlorophylliennes et 1 cellule hyaline, la première division serait inégale et la plus petite cellule serait toujours du côté du bord de la feuille ; de plus cette petite cellule serait plus large en haut qu'en bas. Ce serait le plus grand

côté de la cellule mère qui serait coupé par la cloison de division.

Nägeli déclare que ses observations concordent avec celles d'Hofmeister[1].

En 1857 W.-P. Schimper publia son grand ouvrage sur les Sphaignes (8) et l'année suivante il en fit en allemand une édition remaniée (9). Je retiens seulement ceci : « Nulle part mieux que dans les Sphaignes on ne peut voir que la multiplication des cellules continue vers la base, quand elle a cessé au sommet et à la base même. Les cellules apicales et basilaires sont les plus anciennes ; elles sont le résultat immédiat de la segmentation de la première cellule génératrice. Presque toutes les jeunes feuilles des *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. sont cuculliformes, parce que les cellules du sommet et de la partie supérieure du bord ont cessé de se multiplier quand les cellules au-dessous du sommet continuent encore leur multiplication.... »

Dans l'édition allemande (9) (page 41) il insiste longuement sur les cellules oreillettes de la base des feuilles, qui au lieu de s'allonger se gonfleraient vers l'extérieur, seraient communément colorées en rouge ou en jaune et contiendraient de la chlorophylle. Ces oreillettes seraient très belles chez le *Sphagnum auriculatum* Schimper. Contrairement à ce qu'avait décrit Hofmeister il assure que chaque cellule hyaline est régulièrement entourée de 6 cellules vertes et que par suite la division de ces dernières est un fait constant.

En 1863 Lorentz (10) publie un travail important dans lequel on voit étudié pour la première fois le développement des nervures foliaires des Mousses au moyen de coupes transversales. Il étudie 2 types de Mousses très spéciaux : le *Fissidens* Hedw. et le *Polytrichum* (Dill.) L. puis très rapidement le *Fontinalis* Dill.

Dans le genre *Fissidens* Hedw. il prend comme matériel le *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw. et le *Fissidens adianthoides* (L.) Hedw.. Il se range à l'opinion de Robert Brown, adoptée par Schimper, selon laquelle la vraie feuille est constituée par la partie engainante entourant la tige, tandis que la grande lame

1. Il a étudié aussi le développement de la feuille du *Mnium punctatum*. Je décrirai ses observations à ce sujet lorsque je reprendrai l'étude de cette mousse.

qui se développe sur le dos de la nervure n'est autre qu'une aile dorsale. D'après lui cette feuille étrange proviendrait d'une initiale à 2 pans comme toutes les autres feuilles de Mousses. La cellule primordiale de la jeune feuille se diviserait une fois d'un côté puis une fois de l'autre, donnant ainsi naissance à 2 cellules, qui engendreront respectivement les parties droite et gauche de la lame foliaire. La troisième division de l'initiale produirait une cloison qui ne serait pas parallèle à la première. Et, à partir de la quatrième, les cloisons seraient orientés de telle sorte qu'elles donneraient naissance à une lame située, non plus tangentiellement, mais radialement par rapport à la tige. Cette lame dorsale pousserait un certain temps au moyen d'une initiale à 2 pans (La figure 3 de la planche I de ce travail montre fort bien cette rotation de l'initiale foliaire).

En examinant des tiges de *Fissidens* Hedw. jusqu'à la base on trouve des feuilles présentant une lame dorsale de plus en plus réduite. Certaines en sont complètement dépourvues et enfin il n'y a même plus trace de nervure.

Lorentz explique ainsi le développement de cet organe : il serait formé à l'origine de 2 cellules qui se diviseraient par une cloison parallèle à la lame foliaire, donnant 2 cellules ventrales qui resteront à large lumen, tandis que les 2 cellules dorsales se subdiviseront. La cellule d'attache de la lame foliaire apparaît de bonne heure par division d'une des 2 cellules dorsales. Elle se subdiviserait dans le *Fissidens adianthoides* (L.) Hedw.. Dans la nervure adulte il y a de grandes cellules qui réunissent la lame dorsale au côté ventral de la nervure.

Lorentz a remarqué une asymétrie dans la nervure foliaire dont tantôt un côté tantôt l'autre serait plus développé.

Pour le *Polytrichum* Dill. il a remarqué également une asymétrie dans la coupe de la feuille et l'explique, comme plus tard Lorch, par le fonctionnement de la cellule initiale de la tige. Il prétend que cette asymétrie disparaît au cours du développement. Ses sujets d'étude sont : *Polytrichum formosum* Hedw. et *strictum* Banks.. Il décrit au début un stade que l'on retrouve chez toutes les Mousses, ainsi qu'il l'a constaté lui-même, et que j'appellerai le « stade en éventail » (ce mot m'a été sug-

géré par le terme allemand de Fächerung). C'est lui qui, le premier, a expliqué la formation de ce qu'il appelle les groupes centraux (Zentralgruppen) chez le *Polytrichum* Dill., ainsi que l'évolution ultérieure des segments de la nervure qui dérivent chacun d'une cellule du stade en éventail. Je n'insiste pas sur ces faits, car je décrirai chez l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. un cloisonnement tout à fait semblable. Il a remarqué aussi qu'à la pointe de la feuille du *Polytrichum* Dill. on ne pouvait plus distinguer que des cellules à parois très épaissies et toutes semblables entre elles. Cette homogénéité de la pointe foliaire existe plus ou moins chez toutes les Mousses.

En 1867 Lorentz publia un travail (11) fondamental pour l'anatomie comparée de la feuille et de la tige des Mousses. C'est lui qui a créé les premiers termes techniques servant à désigner les éléments histologiques de la nervure foliaire de ces végétaux. Dans la partie générale de son travail il commence par décrire le fonctionnement de l'initiale à 2 pans, puis le développement de la nervure foliaire qui est précoce. Dans son schéma (fig. 2, page 369 de son travail) c'est dans le quatrième segment détaché par l'initiale qu'elle commence à se manifester. Sa figure 3 en montre une coupe. On voit, d'après cette figure, que la cellule-mère de la nervure se divise d'abord par une cloison dorso-ventrale (dite cloison anticline) ; puis chacune des cellules-filles se divise par une cloison parallèle aux lames foliaires et perpendiculaire à la première (dite cloison péricline), Les 2 cellules dorsales se divisent à nouveau par une cloison anticline. On a ainsi une nervure formée de 4 cellules dorsales et de 2 ventrales. C'est une structure que Lorentz aurait observée encore à l'état adulte chez l'*Amblystegium tenuissimum* Br. Eur.. Il pense que souvent les nervures de Mousses auraient non 1 cellule-mère mais 2 au moins. Celles-ci pourraient se diviser de suite par des cloisons périclines ou bien le cloisonnement par anticlines se continuerait, amenant au stade en éventail. Chacune des cellules formant cet éventail est appelée cellule fondamentale (Grundzelle) par Lorentz. Le nombre de ces cellules fondamentales se reconnaîtrait dans les nervures bien développées au nombre des cellules basales ou des cellules dites « deutern » par Lorentz. Ce nombre serait con-

stant pour chaque espèce lorsqu'il serait petit (2, 4 ou 6). Je montrerai qu'il n'en est pas toujours ainsi. Le développement ultérieur de ces cellules fondamentales ne se produirait pas en même temps sur toute la largeur de la feuille mais d'une façon centrifuge : allant du milieu vers les 2 bords. On pourrait rencontrer des inégalités dans tous ces processus. Lorentz donne la définition suivante de la nervure (page 372 en note) : la nervure est une partie du tissu foliaire présentant une extension longitudinale prédominante (ayant ainsi la forme d'une ligne dans la plupart des cas ou d'une bande comme chez le *Dicranum albicans* Br. Eur.) qui s'étendrait à la même place d'une manière constante dans une même espèce, de la base à une distance plus ou moins considérable de la pointe et qui compterait un plus grand nombre de couches cellulaires que le tissu foliaire l'entourant.

Le cas le plus simple de nervure rencontré par Lorentz serait réalisé dans les feuilles périchétiales de l'*Amblystegium tenuissimum* Br. Eur. (2 cellules ventrales et 2 cellules dorsales). Un cas plus compliqué serait celui où une cellule dorsale se diviserait par une cloison péricline donnant ainsi 3 couches à la feuille. Lorentz l'a observé dans quelques *Orthotrichum* Hedw. à l'état de développement. D'après lui chez beaucoup de *Pleurocarpes* la nervure aurait 2 cellules basales ; tout le reste serait formé d'un massif de cellules se différenciant en couche périphérique et en cellules moyennes.

Passant ensuite à des nervures plus complexes, Lorentz définit leurs principaux éléments :

Il décrit tout d'abord les cellules qu'il appelle en allemand « deutern » (au singulier « deuter ») en latin « cellulae duces » (au singulier « cellula dux ») et que l'abbé F. Morin[1] appellera « eurycystes ». Ces cellules frappent aussitôt les yeux dans la coupe de la plupart des nervures de Mousses et nous incitent tout d'abord à étudier leur structure et à l'interpréter (en allemand : « deuten »). Leur nombre, comme celui des cellules

1. Voir la thèse de l'abbé F. Morin : « Anatomie comparée et expérimentale de la feuille des Muscinées. Anatomie de la nervure appliquée à la classification » — Rennes — 1893 — 4° 139 pages avec 24 planches. C'est un ouvrage de pure anatomie comparée dont je ne parlerai donc pas.

basales, est constant s'il est faible. Quant à leur origine, il rappelle ce qu'il a dit plus haut : les 2 cellules-mères de la nervure se diviseraient par une cloison péricline. Les cellules ventrales resteraient indivises et à large lumen. S'il apparaissait des cellules centrales, elles seraient dues à la division des cellules dorsales. Chez un *Mnium undulatum* (L.) Weis j'ai cependant observé une cinèse dans une cellule ventrale de feuille, avant que la cellule dorsale ne se soit divisée (voir la feuille F_{10} dans ma figure 190). Dans les nervures plus développées les cellules ventrales se diviseraient aussi tangentiellement pour donner 2 couches (Par exemple chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth.. Enfin, dans d'autres cas, les cellules ventrales peuvent continuer leur multiplication. Les deutern forment alors une rangée de cellules qui traversent la nervure et forment des deutern médians. Il cite le cas du *Bryum turbinatum* (Hedw.) Br. Eur. où le nombre des deutern serait double de celui des cellules ventrales à large lumen. Il signale que dans les *Mnium affine* (L.) Weis et *undulatum* Bland. il y a une double couche de deutern. Dans certains cas les cellules ventrales existeraient seulement au milieu de la face ventrale, alors que sur les bords les deutern seraient basaux. Il a remarqué aussi que, dans maintes espèces, sur les bords de la nervure, au contact de la lame foliaire, il est difficile de distinguer les différents tissus.

Il traite ensuite des cellules qu'il appelle en allemand « begleitern » (au singulier begleiter) c'est-à-dire « accompagnatrices » car elles accompagneraient souvent les deutern et il ne les aurait jamais rencontrées sans elles. En latin il les appelle « cellulae comites » (au singulier « cellula comes »). Ce sont ces cellules que l'abbé Morin appellera « sténocystes ». Lorentz les définit ainsi : cellules délicates, à parois minces, qui sont placées du côté ventral des deutern, entre celles-ci et les autres cellules dorsales ; embryologiquement elles appartiendraient à ces dernières. Il fait remarquer que, dans certaines nervures de Mousses où l'on rencontre en général un groupe de comites, on ne trouve plus à sa place qu'une cavité. Il se demande alors si les minces cloisons auraient été détruites par le rasoir faisant la coupe, ou se seraient précédemment

résorbées. Il a étudié le développement de ces cellules dans un seul cas : celui du *Timmia austriaca* Hedw. et il aurait constaté qu'elles proviendraient d'une cellule mère appartenant au côté dorsal. Dans les cas que j'ai étudiés j'ai toujours trouvé 2 cellules-mères. L'aspect irrégulier qu'affecte souvent le groupe de begleitern serait dû à ce qu'il succombe dans la lutte pour l'existence avec les tissus environnants. Ces comites se rencontreraient, soit en un groupe unique situé toujours au centre de la nervure dans l'angle dorsal des 2 deutern médians, soit en plusieurs groupes dans l'angle dorsal d'un certain nombre de couples de deutern. Il appelle « comites heterogenei » ou « mnioidei » ceux qui sont entourés de stéréides. Les stéréides sont des cellules à parois très épaissies, à lumen presque nul et qui sont très allongées suivant la direction de la base à la pointe de la feuille. Ces cellules correspondent aux fibres des Phanérogames. Lorsque les begleitern sont en plusieurs groupes ils peuvent être homogènes ou présenter la structure particulière qu'on rencontre chez les *Polytrichacées*. Dans ce dernier cas, on trouve dans l'angle dorsal de 2 deutern voisins une petite cellule que Lorentz appelle cellule centrale (Centralzelle). Elle est limitée du côté dorsal par de grandes cellules qu'il appelle les « socii ». Il appelle groupes centraux ces complexes formés d'une cellule centrale, entouré de 2 deutern et de 3 socii. J'expliquerai cette structure en décrivant le développement de l'*Atrichum undulatum* P. Beauv.. Nous avons vu que Lorentz l'a décrite pour *Polytrichum* Dill. dans ses Moosstudien.

Lorentz traite enfin des cellules ventrales et dorsales qui se subdivisent en épidermiques et intercalaires. Il décrit également les marges foliaires, les papilles et les mamilles. Mais ceci n'intéresse pas les grandes lignes du développement et je n'en parlerai donc pas.

Je signalerai seulement que, dans la partie spéciale de sa publication (pages 405 à 410), il étudie le développement de la feuille des *Campylopodées*. C'est assez semblable à ce que je décrirai chez le vulgaire *Dicranum scoparium* (L.) Hedw.. Lorentz ne fait guère là qu'un résumé de recherches effectuées à cette époque par S. Berggren sur les *Campylopodées* et

Dicranodontiées européennes. Je ne sais si cet ouvrage a paru, car je n'en ai jamais vu de traces.

La même année Lorentz fit une publication (12) sur le développement de la feuille du *Timmia austriaca* Hedw.. Il a observé très peu de jeunes stades. Sa description est donc presque uniquement fondée sur l'étude de feuilles à peu près adultes dont il examine les coupes faites de la pointe à la base. Il aurait remarqué en effet que l'on pourrait en déduire les lois du développement aussi bien que par l'étude de jeunes feuilles. Lorentz appelle « Depauperation » la réduction de tous les éléments de la nervure et sa transformation en une masse de cellules semblables, à la pointe de la feuille.

J'ai déjà dit que c'est dans cette seule espèce qu'il a suivi l'évolution d'un faisceau de begleitern ordinaires. Il a remarqué que la différenciation des massifs de stéréides du côté dorsal se produit d'abord sur les bords de la nervure, pour gagner ensuite le centre. Ceci ne m'étonne d'ailleurs nullement, car j'ai toujours observé que la différenciation des cellules en général commençait par les bords et la pointe de la feuille.

Lorentz publia (13) aussi en 1867, un travail sur l'anatomie et le développement de l'*Orthotrichum Schubartianum* Lorentz et du *Campylopus Mülleri* Jur. ainsi que d'une autre Mousse à laquelle il ne sait quel nom attribuer. Il ne signale rien qu'il n'ait résumé dans ses « Grundlinien ».

Le long travail, qu'il fit encore paraître cette année-là dans *Flora*, (14) n'est autre chose qu'une publication préparatoire à ses « Grundlinien ». Ce bryologue a publié un certain nombre d'autres travaux, mais ils sont de nature purement anatomique.

Je ne parlerai pas ici des recherches faites sur le développement de la feuille des Andréales. J'en dirai quelques mots en étudiant ces Mousses.

Leitgeb fit plusieurs publications, et entre autres une très remarquable sur *Fontinalis* (Dill.) L., traitant du développement de la tige et du fonctionnement de sa cellule initiale. Mais en ce qui concerne la feuille il n'a guère étudié que *Fissidens* Dill. (15). Il prétend, contrairement à Lorentz, que le côté le moins déve-

loppé de la duplicature foliaire n'est pas toujours celui qui est à l'ombre. Il pense que cette inégalité serait due à la position relative des feuilles dans le bourgeon. Au début le développement de la duplicature (qui est la véritable feuille) resterait très en retard sur celui de la lame dorsale ; la lame dorsale d'une feuille, en se développant, viendrait gêner une partie de la feuille immédiatement plus âgée. Leitgeb n'a guère ajouté de résultats nouveaux aux recherches de Lorentz sur cette question.

Je ne signale ici que pour mémoire la courte publication de Debat (16) sur le développement de la feuille de *Fissidens* Dill.. Cet auteur semble ignorer les travaux précédents de Lorentz et de Leitgeb. Il décrit le développement d'une manière étrange et pense que l'on pourrait considérer les feuilles de *Fissidens* Dill. comme des folioles florales ! Il dit avoir observé des feuilles, depuis la taille de 2 à 3 centièmes de millimètre et composées de 12 à 15 cellules, jusqu'à l'état adulte. Il a bien constaté que c'est la lame dorsale qui se développe le plus rapidement : l'indice d'une duplicature ne se rencontrerait que dans des feuilles ayant atteint une longueur de 25 à 30 centièmes de millimètre.

En 1877, le même auteur publia un travail (17) sur le développement des filaments et des lamelles chez les *Barbula* Hedw. les *Pottia* Ehrh. et les *Polytrichacées*. Il étudia *Barbula membranifolia* Schultz, *chloronotos* Bridel *et ambigua* (Br. Eur.). Pour *Barbula membranifolia* Schultz on ne verrait guère à l'origine que le poil de la feuille. Au stade de 1/2 millimètre de longueur il n'y aurait pas encore de limbe proprement dit. Celui-ci n'apparaîtrait que plus tard « sous forme d'un petit renflement ovalaire à la base de l'appendice pileux ». Lorsque j'étudierai le *Barbula ruralis* (L.) Ehrh. je montrerai également le développement très précoce du poil terminal de la feuille. Dans les *Barbula* Hedw. la continuation du développement basal est donc très nette. Debat a vu aussi que la feuille de cette plante se différenciait d'abord par la pointe. Il a décrit avec soin l'épaississement des parois cellulaires, la réduction du lumen, la disparition presque totale du plasma dans la partie supérieure du limbe, alors que la partie basilaire est

encore en état de multiplication active en tous sens. Il est frappé par l'abondance du plasma, la petitesse des cellules, la délicatesse des parois cellulaires et le peu de contenu chlorophyllien de cette partie basilaire de la feuille. La plage de la nervure où se forment les filaments, placée au début vers le milieu de la feuille, est repoussée vers la pointe par suite de l'allongement basilaire.

Chez *Pottia cavifolia* Ehrh. il prétend qu'on voit à un certain moment une masse de tissu sur la face ventrale de la nervure. Elle se scinderait en deux, suivant le plan de symétrie de la feuille, puis chacune des masses se diviserait à nouveau en deux suivant des plans parallèles au premier. On aurait ainsi 4 bandes longitudinales de tissu qui finiraient par n'être plus que 4 lames par résorption des autres cellules. Ce processus, s'il est exact, ressemblerait tout à fait à la formation d'un péristome.

Pour les *Polytrichacées,* la production des lamelles se produirait sans résorption, par bourgeonnement des cellules ventrales, comme les poils des *Barbula* Hedw..

Karl Gœbel (18) a décrit la feuille si curieuse des plantules du *Buxbaumia* Haller.. Cette feuille, composée seulement de quelques cellules, n'a pas d'initiale et ne possède même pas de chlorophylle. Il signale avec Robert Brown[1] que ce mode de croissance rapprocherait cette plante des Hépatiques acrogynes.

Citons enfin les travaux de Lorch qui fit paraître une thèse (38), dont je dirai un mot à propos de l'asymétrie foliaire du *Leucobryum* Hampe, et une monographie des *Polytrichacées* (19) dans laquelle il reprend avec soin l'étude du développement de la feuille du *Polytrichum* Dill.. Il a vu, comme Lorentz, l'asymétrie foliaire, non seulement dans la forme extérieure des coupes transversales, mais jusque dans le détail de l'ordre d'apparition des cloisons cellulaires.

Je signalerai seulement que Lorch donne au terme de « cellule centrale » un sens tout différent de celui de Lorentz. Pour Lorch la cellule centrale est la cellule eurycyste médiane

1. *Miscellaneus botanical Works.* Vol. II, p. 351.

de la nervure. Nous avons vu au contraire que Lorentz donne le nom de cellules centrales aux petites cellules qui se trouvent dans l'angle dorsal de 2 eurycystes consécutifs. Lorentz avait observé chez certains individus que les cellules centrales étaient divisées et pensait que les systématiciens futurs utiliseraient ce caractère pour la distinction des espèces. Lorch, qui ne conçoit pas la cellule centrale de la même façon, accuse Lorentz d'avoir pris les divisions de la cellule centrale pour les cloisons périclines qui donneront naissance au faisceau de stéréides ventrales ! Or justement les cellules centrales de Lorentz sont du côté dorsal.

Je parlerai du travail de Jongmans (33) dans l'exposé de mes recherches sur le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw..

En terminant ce résumé historique de la question, disons enfin que l'on trouvera des exposés généraux du développement de la feuille des Mousses dans Hofmeister (20), Carl Müller (21) et surtout Gœbel (22).

PROCÉDÉS TECHNIQUES EMPLOYÉS

Tous les objets que j'ai étudiés ont été fixés au liquide de Kaiser [Ce fixateur est formé de 900 parties de la solution de Kaiser (10 grammes de sublimé, 3 grammes d'acide acétique, 300 centimètres cubes d'eau) et de 100 parties de formol à 40 pour 100]. Ce mélange m'a toujours donné d'excellents résultats.

Il est très difficile de savoir si une pointe de tige de Mousse est bonne à fixer, c'est-à-dire si l'on a affaire à des tissus jeunes en voie de division, comme il est nécessaire pour une étude embryogénique, car la turgescence dans les Mousses est due, non pas comme chez les plantes supérieures à la pression du plasma vivant sur les parois cellulaires, mais à ces parois elles-mêmes. Une Mousse qui aura séjourné des années en herbier et aura conservé une belle couleur verte (ce qui arrive souvent si elle a été convenablement séchée), venant à être plongée dans l'eau, reprendra plus ou moins rapidement sa forme et semblera être en état de vie active. Il arrive fréquemment qu'après une période de sécheresse ayant arrêté toute végétation des Mousses il survienne une pluie qui rende à ces végétaux toute leur fraîcheur apparente. Si l'on vient alors, trompé par cet aspect, à fixer une pointe de tige, on est très étonné de trouver les cellules à peu près vides. En admettant que la période d'humidité se soit prolongée plus longtemps, tout au moins quelques cellules de ces végétaux reviviscents auraient sans doute repris leur état normal, surtout vers le point végétatif de la tige. On doit donc chercher à fixer les Mousses lorsqu'une certaine humidité règne

depuis quelques semaines. Il faut de plus que la température ne soit pas trop basse, les Mousses étant sujettes à la gelée, et principalement les jeunes sporogones. Ces conditions sont en général réalisées au début du printemps, avant même que les végétaux à feuilles caduques aient manifesté leur retour à la vie active.

J'ai fixé mon matériel à diverses heures, spécialement le matin, au printemps, par des temps humides. J'ai mis certains fragments dans l'eau pendant quelques instants avant de les plonger dans le fixateur, lorsque je craignais que leur plasma ne fut pas assez turgescent. J'ai été surpris de ne presque jamais rencontrer de divisions cellulaires dans des tissus paraissant néanmoins à l'état méristématique. Ceci est sans doute dû à ce que les divisions ne se produisent que la nuit et peut-être même seulement à certaines heures dans les organes végétatifs chlorophylliens. On a constaté des faits de ce genre même pour des végétaux non verts. C'est ce qu'a trouvé par exemple M. de Büren (de Berne, en Suisse) pour des Protomycétacées.

Après avoir laissé séjourner mes objets pendant un temps variable dans le fixateur, je les lavais à l'eau et les faisais passer dans la série des alcools à 30°, 50°, 70°, 85° (2 heures dans chaque), puis (de 12 à 24 heures à peu près dans chaque) dans l'alcool à 96°, l'alcool pur (2 fois), le mélange mi-partie alcool pur et mi-partie chloroforme, enfin dans le chloroforme pur, que je renouvelais au moment de mettre à l'étuve en l'additionnant de paraffine coupée en petits morceaux : ceux-ci se dissolvaient lentement dans le chloroforme. Ce dernier s'évaporait complètement au bout de 3 à 4 jours dans l'étuve à air chaud. Le temps pendant lequel je laissais mon matériel dans les différents liquides a varié beaucoup suivant les cas. Je découpais ensuite les objets en série au moyen du microtome à glissières de Thomas Yung de Heidelberg. Ce microtome permet de recueillir les coupes sur le rasoir au moyen d'une aiguille emmanchée. Il m'est arrivé souvent de les prendre une à une. J'ai apporté le plus grand soin à ce qu'aucune coupe ne soit ni supprimée, ni retournée ou déplacée. Lorsque des coupes étaient inutilisables je laissais généralement leur place

vide. J'obtenais ainsi des séries bien complètes ; ce qui est indispensable pour des études de développement.

Je n'ai coloré que rarement mes préparations à l'hématoxyline ferrique après mordançage à l'alun de fer, car mon but n'était pas de faire de la cytologie pure et d'observer les phénomènes intimes de la division nucléaire de ces végétaux, mais bien de reconnaître suffisamment l'état de la membrane cellulaire, du noyau, du protoplasma et de ses inclusions pour en tirer des conclusions sur l'âge des cellules formant les ébauches des feuilles dont j'étudiais le développement. La coloration à l'hématoxyline est excellente pour un tissu à l'état méristématique, à parois cellulaires très minces. Mais je débitais surtout au microtome des pointes de tiges de Mousses dont j'enlevais seulement les feuilles les plus vieilles, trop cassantes pour être coupées avec cet instrument. J'avais ainsi dans une même coupe des parties très jeunes et d'autres âgées. L'hématoxyline se fixe sur ces dernières avec force et noircit toute la préparation. On ne peut avoir de différenciation au point de vue de la coloration par ce procédé brutal. J'ai employé au contraire des colorants rouges tels que : congocorinte, fuchsine, safranine. C'est du congocorinthe que j'ai fait le plus fréquent usage. Il s'emploie en solution dans l'alcool pur, d'où la nécessité de déshydrater les préparations avant de les tremper dans ce réactif. On obtient de très belles colorations du noyau, du plasma et de la membrane cellulaire. J'ai souvent employé aussi un mélange de fuchsine et de vert d'iode avec un peu de bleu de méthylène, le tout dissous dans l'eau. On obtient une très belle différenciation lorsque l'on colore ensuite les préparations ainsi traitées par le congocorinthe : les jeunes parois apparaissent colorées en rose par le congocorinthe, celles plus âgées en rose violacé par le mélange de fuchsine-vert d'iode. Cette coloration violette se manifeste d'abord sous forme de points dans l'angle des cellules, chez les Andréales, par exemple ; elle gagne ensuite les lamelles moyennes, puis toutes les membranes. Les jeunes stéréides de l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. montrent aussi très nettement cette teinte violette. Enfin le vert d'iode se fixe spécialement sur la chromatine du noyau cellulaire et en rend la teinte très

foncée. Il colore très souvent en vert vif les éléments âgés lorsque ceux-ci n'ont pas déjà de coloration naturelle trop vive; je l'ai très bien observé chez le *Diphyscium foliosum* Mohr par exemple. Vaizey (23) avait déjà attiré l'attention sur le fait que les parois des cellules extérieures des tiges et des feuilles de Mousses présenteraient des réactions comparables à celles du bois, mais n'auraient pas de cutine comme le sporogone et la capsule. Je n'ai pas étudié ces questions, mais, autant que je sache, on n'a pas encore mis en évidence de lignine dans les Mousses. D'ailleurs, d'après une récente note de R. Mirande (24), le vert d'iode serait un colorant de la pectose et non de la lignine.

Je laissais en général les préparations dans le congocorinthe d'une demi-heure à 2 heures. J'enlevais l'excès de colorant par l'alcool. Je régressais rapidement les colorations obtenues par le mélange fuchsine-vert d'iode au moyen de l'alcool à 96°. J'ai employé aussi quelquefois la safranine : on colore pendant un jour environ et l'on régresse à l'alcool-alcool chlorhydrique. C'est un colorant nucléaire bien connu. C'est celui qui m'a servi, par exemple, à colorer mes coupes de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp..

Je nettoyais presque toujours mes préparations, après les avoir débarrassées de la paraffine au sortir du four par le xylol, au moyen d'un séjour de 1 heure dans l'alcool iodé et de 1 heure dans l'eau oxygénée.

Après coloration j'éclaircissais par passage ou séjour prolongé (ce qui régresse beaucoup) dans l'essence de girofle. Ce produit donne une clarté très grande aux préparations mais les décolore souvent un peu trop. Je montais enfin au baume du canada dissous dans le xylol.

RECONSTITUTIONS DE FEUILLES AU MOYEN DE PLASTILINE

Pour me rendre mieux compte du développement de la feuille des Mousses et pour simplifier l'exposé de mes recherches j'ai employé un procédé usité des zoologistes dans les études d'embryogénie : c'est celui des reconstitutions de la forme extérieure d'objets microscopiques coupés en série. Pour des reconstitutions très exactes, par exemple pour des systèmes circulatoires d'embryons humains (j'eus l'occasion d'en voir au laboratoire d'embryologie de l'École de médecine de Berne) on emploie des lames de carton ; on peut utiliser également la cire. Je me suis servi de plastiline. Mes premières reconstitutions ont été faites à Berne.

Je me fis confectionner un plateau en bois de tilleul (On m'avait assuré que ce bois ne se déformait pas. En réalité il a joué, probablement sous l'action de l'huile, puis de la glycérine que j'ai employés pour empêcher la plastiline de coller sur la planche). Je fis visser 2 réglettes de cuivre d'une épaisseur de 2 millimètres le long des deux bords parallèles du plateau en bois. Je fis faire également un rouleau en bois, semblable à ceux dont on se sert pour malaxer la pâte à pâtisserie. Tout ce dispositif me servit à obtenir des lames de plastiline d'une épaisseur de 2 millimètres.

Pour ce faire : je plaçai d'abord un bloc de cette substance, écrasé grossièrement à la main, sur le plateau de bois enduit d'huile de lin. Mais ce produit a l'inconvénient de laisser un dépôt. C'est pourquoi je le remplaçai par la glycérine, qui ne nécessite pas un nettoyage de la planche après usage. Je n'ai

pas essayé de me servir d'une poudre de talc ou de quelque autre, à l'exemple des pâtissiers qui emploient la farine : les coupes de plastiline n'auraient pas adhéré ensuite les unes aux autres lorsque je les aurais superposées ; tandis que la glycérine n'empêche les coupes d'adhérer à l'objet sur lequel elles reposent que pendant le temps où elle n'a pas encore été absorbée par la plastiline.

Je faisais ensuite glisser le rouleau sur les 2 lames de cuivre qui le maintenaient à une distance constante de 2 millimètres de la surface du plateau. La plastiline était ainsi étendue en une couche uniforme de 2 millimètres d'épaisseur. Or, presque toutes mes coupes au microtome étant distantes de 15 micra, en représentant celles-ci par des lames de 2 milli mètres = 2 000 μ je devais obtenir des reconstitutions grossies $\frac{2\,000}{15} = 133,33....$ fois. En conséquence je dessinais le contour extérieur de mes coupes en série de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weis. au grossissement de 133 fois. Je découpais ces coupes avec des ciseaux et je les appliquais sur la lame de plastiline de 2 000 μ d'épaisseur. En suivant avec le couteau le contour de ces patrons de papier j'obtenais des lames de plastiline représentant grosso modo toutes les coupes d'une même feuille. Je les superposais et les collais les unes aux autres par une légère pression. J'ai employé plus tard de petits morceaux de bois (tels que des allumettes) pour augmenter la solidité des modèles ainsi obtenus. Les diverses coupes superposées formaient une sorte d'escalier. Je comblais les marches avec de la plastiline et je polissais l'ensemble avec la lame du couteau et le pouce.

Cette méthode présente l'inconvénient de donner de grands modèles assez fragiles, car la plastiline se ramollit sous l'action de la chaleur. Mais au bout d'un certain temps cette substance devient assez consistante ; c'est ainsi que mes reconstitutions de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weis., faites en Suisse il y a quelques années, sont aujourd'hui assez maniables.

RECHERCHES PERSONNELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA FEUILLE DES MOUSSES

L'originalité de mes recherches réside principalement dans la technique employée, qui m'a permis d'observer des faits nouveaux et de contrôler avec une grande certitude ceux entrevus par mes devanciers.

Les remarquables travaux de Leitgeb et de Lorentz ont été faits au moyen de coupes à la main.

Lorentz décrit dans ses « Moostudien » (10) (page 6 en note) sa manière de procéder : Il place les fragments de Mousses à couper dans une solution très concentrée de gomme arabique contenant 1/3 de son poids de sucre, pour rendre la masse moins cassante, lorsque l'eau se sera évaporée au bout d'une huitaine de jours. Il débite ensuite le bloc de gomme renfermant les Mousses avec un rasoir et les coupes sont mises dans l'eau, qui dissout lentement la gomme. Ce procédé a l'avantage de ne pas perdre de coupes, même les plus minces. De plus les coupes de feuilles restent groupées pendant un certain temps dans l'ordre normal autour de la tige (comme dans un ruban fait au microtome et collé sur lame), jusqu'à ce que la gomme se soit dissoute dans l'eau de la préparation, et même plus longtemps encore si l'on ne déplace pas le couvre-objet et qu'aucun courant ne se produise.

J'ai décrit (25) dans mon travail sur l'asymétrie foliaire du *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr. un procédé de mon invention qui a l'avantage d'être bien plus rapide : c'est de couper les Mousses incluses dans une couche de paraffine entre 2 demi-cylindres de moelle de sureau. Mais il faut ensuite

dissoudre la paraffine par le xylol. On perd ainsi les meilleures coupes, qui sont entraînées à cause de leur légèreté extrême, et les autres restent rarement groupées.

L'emploi du microtome présente au contraire de nombreux avantages sur le procédé à la main. Dans ce dernier cas on n'observe que des coupes isolées dont on ne connaît pas exactement la position dans la feuille. Les coupes en série dans un point végétégatif permettent au contraire de faire des reconstitutions de tous les stades du développement et de comparer la structure de feuilles dont on connaît exactement l'ordre d'apparition. En effet, la coupe qui passe par la cellule initiale de la tige montre les sections de toutes les feuilles entourant le point végétatif disposées sur une ligne spirale aboutissant à cette initiale. Lorsque l'on parcourt en partant de l'initiale de la tige on rencontre les coupes de feuilles de plus en plus âgées.

De plus les objets étudiés par moi avaient été fixés avant d'être coupés. Ceci m'a permis d'en étudier la structure cytologique et de déterminer l'âge des cellules par l'examen de leur noyau, de la vacuolisation de leur plasma, des réactions chimiques de leurs membranes cellulaires ; enfin, j'ai pu surtout m'assurer, par l'abondance relative de la chromatine, si les noyaux des cellules terminales des feuilles étaient en état de division active.

Les auteurs anciens, et Lorentz en particulier, n'ont guère étudié que des feuilles assez évoluées, car les très jeunes feuilles ont des membranes d'une délicatesse extrême ; celles-ci se déchirent facilement et ne se voient guère sans coloration chez les cellules très jeunes, bourrées d'un plasma dont l'indice de réfraction est sensiblement le même que celui de la membrane. Lorentz n'a pas employé de colorants et a fort peu étudié les très jeunes stades.

Les coupes au microtome ont enfin l'avantage de montrer les diverses asymétries foliaires, car on peut examiner les sections d'une même feuille depuis la pointe jusqu'à la base et toujours avec la même orientation.

Je ne décrirai qu'un petit nombre de types. J'ai en effet cherché surtout à établir les grandes lignes du développement de la feuille et spécialement de la nervure.

J'ai montré, dans l'exposé des travaux effectués sur ce sujet, que certains objets ont été étudiés à plusieurs reprises. Or ce sont justement les types les plus particuliers tels que : *Fissidens* Hedw., *Leucobryum* Hampe, *Polytrichum* (Dill.) L.. Le développement de la généralité des feuilles de Mousses n'a au contraire été envisagé que superficiellement.

On sait que les Mousses comprennent trois grandes subdivisions, souvent désignées du nom de classes: les *Sphagnales*, les *Andréales* et les *Bryales*.

Au sujet des *Sphagnales*, groupe très homogène, j'ai exposé les recherches d'Hofmeister, Leitgeb, Nägeli, Schleiden, Schimper sur le développement de leurs feuilles qui me semble ainsi suffisamment étudié. Il est d'ailleurs assez simple, puisqu'elles sont dépourvues de nervure et présentent pour toute complication la différenciation en cellules chlorophylliennes et en cellules hyalines. Je n'en parlerai donc pas.

Chez les Andréales, Kühn a étudié le développement des feuilles dépourvues de nervure en les examinant à plat. Berggren (26) a décrit l'anatomie et un peu le développement des Andreaea costata, mais à une époque déjà lointaine (1867) où la technique moderne était inconnue. Je reprendrai l'étude de 2 Andréales de ce type : l'*Andreaea crassinervia* Bruch et l'*Andreaea augustata* Lindberg. Ces Mousses archaïques ont généralement leurs cellules alignées en rangées ; ce qui permet de suivre assez facilement la cloison médiane de la feuille (celle que je considère comme la première apparue) et par suite de voir si l'un des côtés l'emporte sur l'autre quant à son développement.

J'étudierai enfin un certain nombre de types de Bryales : d'abord le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw., dont je critiquerai l'étude faite par Nägeli. Puis, comme ce genre possède le véritable type de la nervure des Mousses, j'en étudierai encore une autre espèce : le *Mnium undulatum* (L.) Weis, dont j'ai reconstitué les premierss tades de l'évolution foliaire à l'aide de mes modèles en plastiline.

Je ne parlerai pas du *Polytrichum* (Dill.) L., qui représente un type encore plus évolué que celui des *Mnium* Dill., et qui a déjà fait l'objet de plusieurs recherches. Mais j'étudierai

l'*Atrichum undulatum* P. Beauv., car mon travail serait incomplet s'il ne traitait pas d'un membre de la famille des *Polytrichacées,* la plus développée au point de vue de l'organisation et de la taille de ses représentants.

Le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. me permettra d'exposer le développement d'un type dépourvu de sténocystes.

Le *Barbula muralis* Timm, pourvu d'un poil foliaire considérable, sera un excellent exemple du développement de cet organe.

La *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth., qui appartient encore au type Mnium, en diffère légèrement car elle présente des cellules ventrales à large lumen et pas d'intercalaire ventrale.

Enfin je considérerai le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp., si étudié déjà, aux seuls points de vue de son asymétrie et de ses initiales foliaires.

Avant de commencer la description de ces développements je ferai encore une remarque :

Dans ma publication sur l'asymétrie de structure de la nervure foliaire du *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr. j'avais employé l'expression de « plan de symétrie morphologique ». En réalité il peut sembler singulier de parler de symétrie pour une formation profondément asymétrique. Je remplace ce concept par celui de « cloison médiane de la feuille » : c'est celle que je considère comme ayant été la première formée au cours de la segmentation de la nervure. On la trouvera indiquée presque toujours dans mes dessins par un trait renforcé.

J'appellerai dans la description de mes coupes transversales : cloison anticline, toute cloison perpendiculaire aux faces dorsales et ventrales des feuilles considérées, ou faisant avec elles un angle assez voisin de l'angle droit. Une cloison péricline sera toute cloison parallèle aux lames foliaires et par suite à peu près perpendiculaire à une cloison anticline quelconque.

Lorsque je décrirai des feuilles vues à plat, le terme de cloison anticline désignera une cloison perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille et le terme de cloison péricline une cloison parallèle à la nervure et par suite au bord de la feuille.

Je marquerai aussi d'un trait de force sur les coupes transversales les cloisons anticlines qui limitent les cellules fondamentales (Grundzelle de Lorentz) des nervures. Ces traits en marqueront encore les limites primitives lorsqu'elles se seront subdivisées.

J'indiquerai souvent aussi d'un trait de force la limite dorsale du faisceau de sténocystes, les limites des eurycystes, et pour les Andréales le contour des 4 cellules centrales situées vers la pointe de la feuille.

ÉTUDE DES ANDRÉALES

Je chargeai M. Frey, qui préparait une thèse sur la géographie botanique du Grimsel de récolter mon matériel d'Andréales[1]. Ce col est justement une des rares localités européennes où l'on trouve, sur des rochers siliceux polis par les glaciers, de vastes champs de ces curieuses Mousses noirâtres et minuscules. Je lui remis quelques petits tubes remplis de fixateur de Kaiser, en lui recommandant de recueillir le matériel à l'état humide. C'est ainsi qu'il récolta le 4 août 1917 à Stocksteg (entre Handegg et le col du Grimsel), vers 1700 mètres d'altitude, des plantules d'*Andreaea crassinervia* Bruch..

Deux jours après, non loin de là, au lieu dit Spitallamme, à 2830 mètres d'altitude, il récolta une espèce plus gracile, reconnue plus tard par M. Pierre Culmann[2] comme étant l'*Andreaea augustata* Lindberg. Cette dernière espèce, qui appartient comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch au groupe des Andréales à nervure dites « costatae », a été découverte suivant Limpricht[3] par J. Breidler le 19 juillet 1884 en Styrie, au Hohensee, proche du Schwarzsee, près de Saint-Nikolai in der Sölk, à 1650 mètres d'altitude. Limpricht n'en signale pas d'autres localités. M. Culmann m'a dit l'avoir rencontrée en divers points de la Suisse et du Tyrol et a eu l'amabilité de me communiquer des fragments d'un échantillon de Breidler lui-même, provenant de la localité où il a découvert cette espèce. J'ai fait des coupes à la main dans ces fragments et j'ai trouvé un aspect tout à fait identique à celui de mon maté-

1. Je travaillais alors au laboratoire de l'Institut botanique de Berne et étant interné militaire français il m'était interdit d'approcher de la région du Grimsel où se trouvent des fortifications suisses à quelque distance.

2. Ce savant bryologue a eu également l'amabilité de vérifier la détermination de mon matériel d'*Andreaea crassinervia*.

3. Dans Rabenhorst, *Kryptogamenflora* (27), page 145. Vierter Band-Erste Abteilung.

riel. Cette espèce a une nervure bien moins forte que celle de l'*Andreaea crassinervia* Bruch et est aplatie jusqu'à l'extrême pointe. La pointe de la feuille de l'*Andreaea crassinervia* Bruch est au contraire cylindro-conique et sa coupe a un contour nettement circulaire.

Le matériel d'Andréales, récolté les 4 et 6 août 1917 à l'état humide, me fut rapporté le 22 août 1917 ayant été conservé jusque-là dans le fixateur. Je le lavai à l'eau et le fis passer dans la série des alcools comme je l'ai déjà décrit. Mais, ne voulant pas couper ce matériel de suite, je le fis repasser par toute la série des alcools, depuis l'alcool pur jusqu'à l'alcool à 70°. Je ne pouvais en effet laisser dès le début mes Andréales dans l'alcool à 70°, car les alcools faibles contractent trop, ni dans l'alcool absolu, car celui-ci les aurait rendues trop friables. Les feuilles âgées de Mousses sont toujours difficiles à couper au microtome et justement ces espèces d'Andréales présentent des feuilles particulièrement fragiles. C'est pourquoi je les ai conservées dans l'alcool à 70° qui ne les a pas contractées, car le plasma avait été suffisamment durci par passage préalable dans l'alcool absolu.

J'ai inclus à la paraffine, au mois de décembre de la même année, un certain nombre de tiges. Je trouvai le sommet de la plupart de celles que je coupai occupé par des archégones. Je ne pus observer l'initiale d'une tige principale que dans un seul cas. Je dus couper en mai 1918 un certain nombre d'autres tiges. Je constatai que le séjour prolongé dans l'alcool à 70° n'avait pas nui à mon matériel. Je colorai en général au congocorinthe et à la fuchsine-vert d'iode, ce qui m'a donné d'excellents résultats. Le protoplasma des Andréales est chargé de granulations prenant les colorants, fait que je n'ai pas observé dans les autres Mousses étudiées. La chromatine est rassemblée en une seule masse dans le noyau, comme chez presque toutes les Mousses. Les noyaux occupent chez les Andréales une grande partie des cellules qui sont très petites.

Description du développement de la feuille de l'*Andreaea Crassinervia Bruch*[1].

Je décrirai tout d'abord l'aspect d'une coupe (*fig.* 1) passant par la cellule initiale d'une tige et où l'on voit la base de feuilles d'âges très différents. J'attire ici l'attention sur la netteté avec laquelle se manifeste l'asymétrie foliaire due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre. Le noyau *n* de la cellule initiale de la tige est bien plus gros que tous les autres noyaux de la coupe et cependant la cellule qui le contient n'est pas plus grande que beaucoup d'autres. La forme de ce noyau est légèrement elliptique (le grand axe qui a 6$^{\mu}$,1 est dirigé vers le premier segment s_1 détaché par l'initiale. Le plus petit axe n'a qu'une dimension très légèrement inférieure de 5$^{\mu}$,5). Toute la chromatine du noyau est rassemblée en une seule masse d'un peu moins de 2μ de diamètre. En général la masse chromatique est plus importante par rapport au caryoplasme dans l'initiale d'une tige de Mousse. La cellule initiale, d'un aspect nettement triangulaire, comme chez la plupart des Mousses, est presque entièrement remplie par le noyau. Les 3 côtés de l'initiale ne sont pas des lignes droites mais des arcs de circonférence de plus ou moins grand diamètre. Les cordes de ces arcs ont à peu près 10μ soit 1/100 de millimètre de longueur. Les segments ont leur côté droit le plus large (ceci se constate très nettement dans le 2e segment s_2). C'est d'ailleurs de ce côté que la feuille *f* apparaît détachée du segment par la paroi foliaire *c*. L'ébauche de la première jeune feuille f_1 est bien symétrique. Nous la voyons formée de quatre cellules séparées par des cloisons anticlines. C'est le premier stade de division (Fächerung)

1. Lorsque je parlerai du côté droit ou du côté gauche d'une coupe de feuille je supposerai toujours l'observateur placé suivant l'axe de la tige, la tête du côté de l'initiale de celle-ci et regardant le côté ventral de la feuille.

Pour les coupes des segments détachés par l'initiale de la tige, je parlerai de leurs côtés droit et gauche en supposant l'observateur placé comme dans le cas précédent.

d'une jeune feuille, tel qu'on le retrouve chez toutes les Mousses. Mais déjà dans la 2e feuille f_2 nous voyons une inégalité dans le développement des deux côtés. C'est du côté droit de la première cloison, marquée par un trait de force, qu'une cellule s'est divisée pour donner deux couches à la lame foliaire. La nervure apparaît donc asymétriquement. On peut m'objecter que j'ai placé ce trait de force pour les besoins de la cause et que j'aurais pu tout aussi bien le placer de l'autre côté de cet embryon de nervure. Mais il faut remarquer qu'à partir de la feuille 4 nous pouvons en général déterminer la place de cette première cloison sans ambiguïté et que nous constaterons toujours que le côté droit est le plus allongé et le plus développé. D'ailleurs nous voyons que ce côté droit de la feuille f_2 a toute la place nécessaire pour se développer entre les feuilles f_4 et f_5 alors que le côté droit est resserré entre le segment s_3 et un poil p qui se trouve sur la face ventrale de la feuille f_5. La feuille f_3 ne nous montre pas grand'chose d'intéressant, car elle a été rencontrée par la coupe dans une région si proche de sa base, qu'elle se trouve encore au stade « en éventail », début du cloisonnement. La coupe de la feuille f_4 a le côté droit plus allongé que le gauche et plus différencié. Dans la feuille f_5 la lame foliaire s'est dédoublée en 2 cellules d à droite pour venir élargir la nervure. Celle-ci peut être considérée comme provenant de 4 cellules fondamentales (grundzelle au sens de Lorentz), 2 à droite et 2 à gauche du trait de force ; on voit que les 2 cellules fondamentales de gauche se sont simplement dédoublées par des cloisons périclines e pour donner chacune 2 cellules : l'une ventrale et l'autre dorsale, tandis que la cellule fondamentale située immédiatement à droite de la cloison médiane s'est divisée en 4 cellules superposées donnant ainsi 4 couches à la nervure en cet endroit. La cellule fondamentale extrême de droite de la nervure primitive s'est divisée d'abord, par une cloison péricline, en une cellule ventrale subdivisée ultérieurement en 2 cellules v et une cellule dorsale, subdivisée en une cellule externe x et une cellule interne i. La feuille 6 présente une lame foliaire formée de 6 cellules à

droite et de 5 cellules seulement à gauche. La nervure provient originairement à ce niveau comme dans la feuille f_5, de 2 cellules fondamentales de chaque côté. Elles se divisèrent d'abord chacune par une cloison péricline comme toujours. Mais le cloisonnement ne se poursuivit pas de même dans les cellules issues des 2 cellules fondamentales centrales. Dans celle de gauche la cellule ventrale v_1 resta indivise alors que dans celle de droite la cellule ventrale primitive subit une division au moyen d'une cloison anticline et donna ainsi 2 cellules ventrales v_2. Mais d'autre part on peut remarquer que la cellule dorsale d_1 correspond à 2 cellules d_2. La cloison péricline qui a donné naissance à ces 2 cellules d_2 doit être due à la pression exercée par le poil p_1. Je ferai souvent remarquer au cours de ce travail qu'une pression exercée sur un tissu provoque en général l'apparition de cloisons perpendiculaires à la direction de cette force. Les forces d'extension produisent le même effet. La coupe de la feuille f_7 nous en offre un assez bel exemple. La feuille f_8 exerce une pression sur le côté gauche de la feuille f_7 et l'applique contre la feuille f_5. La feuille f_9 fait de même pour le côté droit de la feuille f_7 qu'elle applique contre les feuilles f_4 et f_6. Par suite la feuille f_7, comme toutes les feuilles en général, est convexe du côté dorsal et concave du côté ventral. Le côté ventral est donc comprimé et le côté dorsal dilaté. Cette contraction amène, du côté ventral, la formation de cloisons telles que c_1 et c_2 perpendiculaires à la direction de la compression. Du côté dorsal, la dilatation a amené la formation d'une sorte de tissu palissadique, formé de cellules très allongées dans la direction perpendiculaire à la face dorsale. La feuille f_9 nous montre en d_4 un fort bel exemple du même fait. Je ferai remarquer que plus les cellules épidermiques dorsales sont rapprochées de la cloison médiane, c'est-à-dire de l'endroit où la concavité de la feuille est la plus forte et où par suite la force d'extension est la plus grande, plus elles sont hautes (voir les cellules épidermiques dorsales des feuilles f_7 et f_9) ; c'est de plus du côté droit des feuilles (côté qui est le plus long qui est le plus recourbé et, soumis à une force de traction) que les cellules dorsales sont les plus hautes. Dans

la feuille f_9 ces cellules dorsales ont pris un si grand accroissement qu'elles ont donné naissance à 5 cellules qui forment une couche interne. Sous l'action d'une compression, due au poil p_3 et au bord de la feuille f_7, il s'est produit une cloison péricline c_3. Lorsqu'on regarde la coupe de f_7 on voit que le côté droit est nettement plus effilé que le côté gauche, plus épais et plus court; pourtant la position de la cloison médiane, là où je l'ai placée, n'est pas douteuse.

On peut remarquer encore dans cette coupe (*fig.* 1) les nombreux poils qui se trouvent entre les feuilles du point végétatif. On en voit ainsi vers tous les sommets de tiges de Mousses. Chez les Andréales ils sont très particuliers : formés d'une grande cellule en massue, à parois fortement épaissies à l'état adulte, portée par 2 ou 3 petites cellules courtes à parois bien moins épaissies. Ils sont d'ailleurs figurés dans des traités généraux, comme dans les Pflanzenfamilien de Engler et Prantl.

Je vais maintenant décrire une série de feuilles appartenant à une pointe de tige que j'ai découpée au microtome en série régulière de coupes d'une épaisseur uniforme de 15 micra. Ceci m'a permis de reconstituer en plastiline les feuilles qui entouraient la pointe de cette tige, depuis les stades les plus jeunes jusqu'à un stade très proche de l'état adulte. La planche photographique double n° I présente ces reconstitutions photographiées par M. Cintract. Les figures I à VIII de cette planche montrent la série complète des feuilles depuis la plus jeune (*fig.* I) jusqu'à la 8e (*fig.* VIII), qui est presque arrivée à l'état adulte. On remarque de suite que la feuille VIII, qui devrait être la plus grande, étant la plus âgée, est bien moins longue que la feuille VII. C'est une irrégularité comme on en rencontre à chaque instant dans la nature et ceci montre bien que mes reconstitutions ont été faites le plus fidèlement possible et ont par suite une valeur documentaire.

J'ai indiqué sur les photographies : par un trait plein les coupes que j'ai figurées, et par un trait en pointillé celles qui ne l'ont pas été. Je les ai numérotées depuis la pointe jusqu'à la base dans chaque feuille. La distance

comprise entre 2 de ces lignes représente 15 micra. On constate du premier coup d'œil, que la feuille de l'*Andreaea crassinervia* Bruch possède une croissance intercalaire et surtout une croissance basilaire très intenses. Examinons spécialement la partie basilaire engainante de la feuille. Elle ne commence à faire son apparition que dans la feuille III et seulement dans la coupe inférieure. Les feuilles I et II en sont totalement dépourvues. On la trouve dans 2 ou 3 coupes de la feuille IV, 3 ou 4 de la feuille V, et à peu près 5 coupes de la feuille VI. Mais brusquement, dans la feuille VII, les ailes de la gaine remontent de la coupe basilaire, qui porte le numéro 54, jusqu'à la coupe 38, par conséquent sur une hauteur de 16 coupes. La gaine de cette feuille atteint donc 3 fois la hauteur de celle de la feuille précédente, alors que la longueur de la feuille elle-même est à peine supérieure. La gaine de la feuille VIII ne remonte pas plus haut que celle de la feuille VII, mais elle est bien plus large. Si nous comparions d'autres segments des feuilles, nous constaterions un fait analogue. L'intensité de l'accroissement se déplace donc, au cours du développement, de la pointe vers la base de la feuille.

La figure 2 montre l'aspect de la coupe passant par l'initiale de la tige. L'asymétrie foliaire est bien moins nette que dans la figure 1. Cette coupe (*fig.* 2) permet de reconnaître l'âge réel des diverses feuilles, car on voit non seulement les dimensions de leurs contours et la différenciation de leurs tissus, mais encore la position qu'elles occupent les unes par rapport aux autres. Ceci fait mieux comprendre l'asymétrie de la base foliaire due au recouvrement des feuilles les unes par les autres. L'initiale de la feuille étant à un seul pan, sauf dans de rares exceptions, il ne peut exister d'asymétrie due au fonctionnement de cette initiale et c'est ce que nous constaterons.

Je décrirai la structure de chaque feuille l'une après l'autre en la comparant à celle de la feuille immédiatement plus jeune. Ceci me permettra de suivre tous les détails du développement de chacune des parties essentielles.

Feuille I.

Cette très jeune feuille ne se voit que dans 2 coupes. Elle a par suite 30 micra ou 1/33 de millimètre de hauteur. Il faudra donc qu'elle effectue une longue croissance pour arriver à la taille adulte, qui dépasse souvent 1 millimètre de longueur. Je ne parlerai pas de la coloration des membranes cellulaires qui est nulle ou légèrement rose (coloration due au congocorinthe) ni de leur épaisseur très faible. La pointe de cette jeune feuille nous apparaît formée par une cellule remplie d'un plasma bien dense, à contour elliptique ayant 16 μ sur 13 μ, en coupe transversale. Cette cellule contient un noyau bien formé d'un diamètre de $5^{\mu},6$ et possédant une masse chromatique de $1^{\mu},6$ de diamètre. En abaissant la mise au point du microscope, j'ai observé un autre noyau indiquant une autre cellule. Ce noyau n'a plus qu'un diamètre de $4^{\mu},8$ et son nucléole n'a plus guère qu'un micron. La cellule initiale, à en juger par son noyau, doit donc jouer réellement encore le rôle d'initiale. Néanmoins, si l'on mesure le noyau de la cellule initiale de la tige sur laquelle est fixée cette feuille I (qui est représentée au centre de la figure 2) on constate que sa masse est sensiblement égale à celle du noyau de l'initiale de la feuille I, mais le diamètre en est de 5 μ seulement. Le rapport de la quantité de chromatine à la masse du noyau est donc déjà plus faible dans l'initiale de cette très jeune feuille, que dans l'initiale de la tige qui la porte. Nous avons indiqué plus haut les dimensions du noyau de la cellule initiale d'une autre tige de cette espèce (représenté au milieu de la figure 1). Je rappelle ici que ces dimensions étaient de près de 2 micra pour la masse chromatique et variaient entre $6^{\mu},1$ et $5^{\mu},5$ pour le noyau entier. Les rapports nucléaires sont donc comparables à ceux trouvés dans l'initiale de l'autre tige.

J'ai dit que la feuille I présentait une pointe formée de 2 cellules placées l'une sur l'autre. Nous retrouverons cette structure même dans les feuilles adultes. Plus bas, et toujours dans la première coupe, nous voyons apparaître la première

cloison de la jeune feuille. Elle est placée dans la direction dorso-ventrale. C'est donc une anticline qui se produit d'abord, comme chez toutes les Mousses étudiées jusqu'ici. Chacune des 2 cellules ainsi formées possède un noyau d'environ $3\mu,5$ de diamètre, pourvu d'un nucléole de grandeur voisine du micron. Ces noyaux ont donc des dimensions 2 fois moindres que celles du noyau de la cellule initiale. Il est vrai qu'ils sont dans des cellules de volume également 2 fois moindre. Dans la 2[e] coupe de cette jeune feuille (f_1, *fig.* 2) nous voyons le nombre des cellules porté à 4 par l'addition de 2 cloisons anticlines placées parallèlement à droite et à gauche de la première cloison, ce qui donne à la coupe de cette jeune feuille l'aspect « en éventail » bien connu et dont j'ai déjà parlé plusieurs fois ».

Feuille II.

Cette feuille se rencontre dans 4 coupes. Elle a donc à peu près $4 \times 15 = 45$ micra, soit 1/20 de millimètre de longueur. Le premier noyau cellulaire, que l'on aperçoit (*fig.* 3) à la pointe de cette feuille, possède des dimensions sensiblement égales à celles des noyaux du stade en éventail de la feuille I, c'est dire qu'il ne diffère en rien de tous les autres noyaux des feuilles. On n'a donc déjà plus, dans une feuille ayant à peine atteint le vingtième de sa grandeur définitive, de cellule initiale ayant des caractères cytologiques qui permettent de la distinguer. Plus bas on trouve un noyau de taille également très comparable à celui de l'initiale. On a donc encore ici une pointe de feuille formée de 2 cellules superposées. Dans la coupe 2 (*fig.* 4) on voit 4 cellules disposées en quadrant, mais on reconnaît parfaitement que la première cloison est apparue dans le sens dorso-ventral de la feuille : c'est la cloison anticline *a* (*fig.* 4). Les 2 autres cloisons formées, qui sont périclines, ne sont pas exactement placées dans le prolongement l'une de l'autre et ne forment donc cer tainement pas une même cloison. Leur apparition est par con séquent postérieure à celle de la cloison *a* (*fig.* 4). Nous avons affaire ici à un mode de cloisonnement tout particulier qui dis-

tingue nettement l'*Andreaea crassinervia* Bruch de l'*Andreaea angustata* Lindberg. C'est ce qui donne un aspect cylindro-conique à l'extrémité des feuilles de cette première espèce. A l'état adulte il n'y a guère que 2 étages de cellules, qui restent ainsi sous forme de pur quadrant indivis. Dans la 3e coupe (*fig.* 5) nous voyons les 2 cellules médianes de la feuille divisées chacune par une cloison péricline ; c'est la première ébauche de la nervure remplissant toute la pointe de la feuille. On peut remarquer qu'elle est bien symétrique. La partie de feuille intéressée par cette coupe possédera à l'état adulte le plus grand nombre de couches cellulaires. C'est à cet endroit qu'on rencontre généralement chez toutes les Mousses la plus haute différenciation, mais on ne peut guère employer ce terme ici, car les cellules des feuilles de ce groupe sont assez semblables.

Dans la coupe basilaire f_2 (*fig.* 2) nous trouvons le stade en éventail. Cependant la forme générale de la coupe n'est plus une ellipse comme précédemment, mais un croissant de lune à côté ventral concave. La partie correspondante de la feuille donnera en se développant la gaine, munie d'un limbe à une seule couche cellulaire, alors que teut le reste n'est formé que de la nervure.

Cette très jeune feuille contient donc les premiers rudiments des 4 parties principales que je distingue dans une feuille adulte.

On peut remarquer dès maintenant combien est fausse la méthode consistant à déduire le développement de l'aspect des coupes faites de la pointe à la base d'une feuille à l'état adulte. Lorentz (12) a pu soutenir cette méthode dans l'étude du *Timmia austriaca* Hedw., et pour beaucoup de Mousses elle peut en effet suffire. Mais je montrerai que, par suite de cloisonnements, une portion de feuille ayant pour origine le stade en quadrant peut fort bien ressembler à une zone qui dérive du stade en éventail.

Feuille III.

Cette feuille a été débitée en 9 coupes de 15 micra chacune. Elle avait donc 135 μ de hauteur ou $0^{mm},135$. Nous voyons ici

la pointe de la feuille occupée par une cellule qui n'était certainement plus une initiale. En effet, la première coupe nous apparaît (*fig.* 6) comme un petit cercle de 12 μ de diamètre limité par une circonférence de coloration violacée. Cette coloration est la marque d'une transformation de la membrane cellulaire qui, au lieu de se colorer en rose par le congocorinthe, fixe le mélange fuchsine-vert d'iode. De plus, à l'intérieur de la cellule initiale, j'ai bien vu une masse plasmatique mais je n'ai pu y distinguer nettement de noyau. Il doit exister encore mais sans pouvoir se diviser. L'activité de l'initiale foliaire est donc très éphémère chez les Andréales.

Dans la 2ᵉ coupe de la feuille 3, nous voyons le stade en quadrant (*fig.* 7). Chaque cellule est munie d'un noyau. Il n'y a qu'un très faible début de coloration violette dans les parois cellulaires. Tout le reste de la feuille possède au contraire des membranes se colorant en rose par le congocorinthe. C'est donc la pointe de la feuille qui perd tout d'abord son caractère méristématique.

La figure 8 représente la mise au point supérieure et la figure 9 la mise au point inférieure de la coupe 2 de la feuille 3. Nous voyons ici le début du cloisonnement des quadrants. La partie cylindro-conique, dont les coupes apparaissent sous forme de quadrants subdivisés, n'a donc qu'une hauteur de 15 micra, comme celle dont les coupes sont formées d'un quadrant indivis. La partie à section transversale elliptique a pris au contraire ici un accroissement énorme. Elle s'étend sur 5 coupes (*fig.* 10 à 14), alors que la partie engainante ne comprend encore qu'une coupe (f_3, *fig.* 2). Ce qui caractérise la structure de cette partie à coupe transversale elliptique c'est l'existence de 4 cellules *i* au centre. Le développement est complètement différent de celui de la zone précédente : il apparaît ici 3 cloisons anticlines (11, 22, 2'2') avant qu'il ne se produise aucune cloison péricline. La nervure a donc pour origine 4 cellules fondamentales (Grundzellen au sens de Lorentz) dans toute la partie de coupe elliptique. Puis apparaissent 4 cloisons péryclines, deux à deux, à peu près dans le prolongement l'une de l'autre, et qui achèvent la délimitation

des 4 cellules internes *i*, des dorsales *d* et des ventrale s *v* (*fig.* 10 à 14). La partie de la feuille dont les coupes sont à contour circulaire avait à l'origine 2 cellules fondamentales seulement. Le nombre des cellules fondamentales qui donnent naissance à la nervure augmente donc vers le bas. C'est ainsi que tout près de la base (*fig.* 14), dans la 8e coupe, la nervure est formée de 6 cellules fondamentales.

La partie engainante, dont la coupe est en forme de croissant de lune (f_3, *fig.* 2), présente une structure très simplifiée : des cloisons anticlines telles que *a* apparaissent dans les cellules dorsales primitives, formées par la première division de chaque cellule fondamentale au moyen d'une cloison péricline.

Feuille IV.

Cette feuille a 255 micra, soit 1/4 de millimètre de longueur. Sa pointe nous montre tout d'abord une différenciation bien plus avancée. Dans la première coupe (*fig.* 15), on voit un cercle de 11$^{\mu}$,6 de diamètre avec un plasma assez clair à l'intérieur. Dans la 2e coupe (*fig.* 16) apparaît une cloison orientée dans le sens dorso-ventral. Dans ces 2 premières coupes toutes les membranes, même la cloison anticline de la 2e coupe, présentent la teinte brune caractéristique des Andréales. Cette coloration naturelle apparaît donc elle aussi à la pointe de la feuille, qui ne se développera certainement plus.

La coupe 2 (*fig.* 16) montre qu'on peut donc avoir un stade intermédiaire durable entre la cellule unique et le quadrant indivis. La 3e coupe (*fig.* 17) présente le stade du quadrant indivis : les parois cellulaires sont ici colorées en violet, les noyaux cellulaires se voient nettement. La 4e coupe (non figurée) et la 5e (*fig.* 18) présentent un mode de cloisonnement comparable à celui de la figure 9 : dans chaque quadrant il apparaît d'abord une cloison telle que *c* (*fig.* 18), parallèle à l'un des diamètres (ici *dd*) qui délimitent les quadrants ; puis il se produit une cloison *e* perpendiculaire à la première (ici *c*) et parallèle à l'autre diamètre (ici *ff*).

Cette structure, comprenant 4 cellules internes entourées extérieurement de 8 cellules, peut se compliquer par l'adjonc-

tion dans les cellules externes de cloisons qui augmentent leur nombre en se plaçant perpendiculairement à la surface extérieure du corps (Voir les cloisons *a, b, c* des figures 19 et 20). La coupe 3 (*fig.* 8 et 9) de la feuille III forme donc une zone qui correspond à la zone des coupes 4 à 7 (*fig.* 18 à 20) de la feuille IV. Dans les figures 18 à 21 on est frappé par la hauteur des cellules périphériques formant une sorte de tissu en palissade (encore plus apparent dans les feuilles plus âgées). Ceci est probablement en rapport avec l'assimilation chlorophyllienne, qui doit se produire surtout à ce niveau comme l'a déjà fait remarquer l'abbé Morin [page 14 de sa thèse (30)]. Ce dernier a observé également que les cellules du limbe deviennent 2 à 3 fois plus hautes que larges. Cet auteur semble avoir étudié *Andreaea rupestris* ? *perichaetialis* Zett., *Blyttii* Br. Eur. et *falcata* ?. La lame foliaire, à laquelle est généralement dévolue la fonction chlorophyllienne, est réduite, en effet, chez *Andreaea crassinervia* Bruch, à une gaine basilaire recouverte en partie par les feuilles voisines. La feuille IV *bis* de la planche photographique I, qui représente la feuille IV vue de profil, montre fort bien ce renflement de la feuille à la base de son tiers supérieur, là où se trouve ce tissu palissadique.

Il peut y avoir plus de 4 cellules internes, même au stade ayant pour origine des quadrants : ainsi, dans la 8ᵉ coupe, la cellule c_3 (*fig.* 21).

Les coupes 9 à 11 (*fig.* 22 à 24) sont les homologues des coupes 4 à 7 (*fig.* 10 à 13) de la feuille III, car elles ont pour origine 4 cellules fondamentales seulement et leur contour est elliptique. Nous y constatons l'apparition des cellules c_1, c_2, c_3 et c_4.

La coupe 11 (*fig.* 24) présente en un point 5 couches cellulaires, par suite de la formation d'une cloison péricline dans la cellule épidermique ventrale de gauche. C'est donc à la base de la zone à coupe elliptique, à l'instant où la coupe va devenir plane du côté ventral, que la nervure présente le maximum de couches cellulaires. Ici, comme dans la majorité des Mousses, c'est au-dessous du milieu de la feuille que se trouve le plus grand développement (Au niveau de

la 11e coupe à partir de la pointe dans cette feuille débitée en 17 coupes).

Dans la feuille IV chacune des cellules dorsales provenant des 2 cellules fondamentales médianes s'est divisée en deux au moyen d'une cloison anticline, donnant ainsi 4 cellules dorsales *d* dans les coupes 9 à 14 (*fig.* 22 à 27) au lieu de 2 cellules dorsales *d* (*fig.* 10 à 12) dans la feuille III.

Nous avons enfin dans la coupe 10 (*fig.* 23) un mode de division très spécial de la cellule fondamentale médiane de gauche : la première cloison formée dans cette cellule fondamentale est bien, comme c'est la règle, une cloison péricline *p* (*fig.* 23) qui amène la formation d'une cellule dorsale et d'une cellule ventrale. Mais la cellule dorsale au lieu de se subdiviser au moyen d'une cloison péricline, comme dans les figures 22 à 28 (sauf dans la *fig.* 23), se divise par une cloison anticline *a* (*fig.* 23).

Les figures 25 et 26, qui représentent les 12e et 13e coupes de la feuille IV, nous montrent une zone dérivant non plus de 4 cellules fondamentales mais de 7 ; soient 4 à gauche et 3 à droite. La coupe de la feuille est sensiblement ovoïde dans cette zone. Ces coupes 12 et 13 (*fig.* 25 et 26) correspondent donc à la seule coupe 8 (*fig.* 14) de la feuille III. Il y a encore dans cette zone, comme dans la précédente, 4 cellules dorsales *d*.

Dans les coupes 14 et 15 (*fig.* 27 et 28) il y a autant de cellules fondamentales d'un côté que de l'autre. Mais dans la coupe 16 (*fig.* 29) il y a 5 cellules fondamentales à gauche contre 4 à droite (*fig.* 29) à la mise au point supérieure et 6 à gauche contre 5 à droite à la mise au point inférieure (en f_4, *fig.* 2). Ceci est la marque de l'asymétrie due au chevauchement des feuilles l'une sur l'autre. Celle-ci n'apparaît pas tout au début, car dans les feuilles I, II et III on ne trouvait pas trace de cette asymétrie. La feuille ici est donc bien symétrique au début, comme l'affirmait Hofmeister pour les Mousses en général. Les coupes 12, 13 et 14 (*fig.* 25 à 27) correspondent à la seule 8e coupe (*fig.* 14) de la feuille III.

La coupe 14 (*fig.* 27) est le début d'une zone intermédiaire entre la gaine et la partie moyenne de la feuille. Dans cette zone

le côté ventral est à peu près plan alors que le côté dorsal est bien plus fortement bombé que dans la zone précédente dite « à coupe biconvexe ». Le processus que nous avons décrit pour la coupe 10 (*fig.* 23), dans le cloisonnement d'une des cellules fondamentales médianes, se reproduit ici à la base de la feuille et marque la simplification de structure et la diminution d'épaisseur qu'on retrouve généralement chez toutes les Mousses. On constate que cette réduction se produit asymétriquement : elle commence, d'abord par le côté droit. A ce point de vue, comme en ce qui concerne le nombre de cellules fondamentales, c'est toujours le côté gauche qui est prédominant. Dans les coupes 15 et 16 (*fig.* 28 et 29) une cloison péricline *a* apparaît tout d'abord dans la cellule dorsale provenant de la cellule fondamentale médiane de droite, comme dans la coupe 10 (*fig.* 23) en *a*. Dans la coupe 16 (*fig.* 29) on constate le même fait dans la cellule dorsale provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche (voir *b*, *fig.* 29). On percevait déjà l'indication de ce mode de cloisonnement dans la coupe 14, où une cloison anticline *a* (*fig.* 27) apparaît en premier lieu dans la cellule dorsale provenant de la 2[e] cellule fondamentale de droite. Il n'y a plus que trois cellules internes *i* dans la coupe 15 (*fig.* 28) et une seule dans la mise au point supérieure de la coupe 16 *i* (*fig.* 29). A la mise au point inférieure de cette même coupe (f_4, *fig.* 2) nous voyons encore 2 cellules dorsales et 1 ventrale issues de chaque cellule fondamentale centrale. Dans la coupe suivante, que je n'ai pas figurée, l'aspect est semblable. La structure est donc devenue sensiblement symétrique à l'extrême base de la feuille : ce qui peut s'expliquer par la faible épaisseur de cette partie encore méristématique, qui n'a pas encore rencontré l'obstacle qu'opposent les autres feuilles à son accroissement régulier en épaisseur.

Feuille V.

Cette feuille a 390 micra, soit 2/5 de millimètre de longueur. On peut être étonné de voir sur la planche photographique I la feuille V terminée par une pointe obtuse. En réalité il n'en est certainement pas ainsi et j'ai retrouvé dans mes coupes la

pointe de cette feuille (indiquée en pointillé dans la planche photographique) sous forme d'une initiale nettement à un pan. Dans la 2ᵉ coupe on voit à la mise au point supérieure une cellule divisée en deux (*fig.* 30). C'est le stade analogue à celui de la figure 16. A la mise au point inférieure de cette coupe j'ai observé le stade en quadrants (*fig.* 31) ainsi que dans la coupe 3 (*fig.* 32). On aperçoit déjà dans cette coupe, à une mise au point inférieure, une subdivision des quadrants, ainsi que dans la coupe suivante (*fig.* 33). Dans ces premières coupes les parois cellulaires sont brunes et l'on ne voit même pas la coloration rosée indiquant le cytoplasma. Ce n'est que dans la 5ᵉ coupe (*fig.* 34) que l'on perçoit nettement le contenu plasmatique qui ne prend encore que peu la coloration, contrairement à ce que l'on observe dans les zones en activité végétative intense. Ainsi donc, dans cette feuille découpée en 26 tranches égales, les 5 plus proches de la pointe sont formées de cellules qui, non seulement ne se diviseront plus, mais ont cessé toute croissance. Ce n'est que dans la coupe 6 (*fig.* 35), où le stade à 4 cellules centrales *i* est réalisé, que l'on voit le plasma coloré en beau rose par le congocorinthe dans ces 4 cellules centrales ainsi que dans les 2 cellules ventrales *v*. Dans la 7ᵉ coupe (*fig.* 36) toutes les cellules ont un plasma d'un beau rose et l'on distingue même quelques noyaux cellulaires. Dans la 8ᵉ coupe (*fig.* 37) il n'y a plus que les parois périphériques colorées en brun; les parois des cellules internes ont une coloration franchement violette. La coloration du plasma est bien plus vive dans cette 8ᵉ coupe. En résumé tout le tiers supérieur de la feuille a donc ses parois brunies.

Les coupes 6 à 19 (*fig.* 35 à 45) représentent dans cette feuille la zone dite « à coupe biconvexe » dont chacune des cellules fondamentales médianes s'est subdivisée typiquement en 2 cellules dorsales *d*, 2 cellules internes *i* et une cellule ventrale *v*. Naturellement aux 2 extrémités de cette zone la structure ne correspond pas à cette description. C'est ainsi que vers la pointe de la feuille (coupes 6 et 7) il n'y a encore que 2 cellules dorsales *d* (*fig.* 35 et 36). Il y en a 3 dans la coupe 8 (*fig.* 37). En ce qui concerne les cellules ventrales c'est à l'autre extrémité de cette zone que nous trouvons des exceptions :

ainsi dans les coupes 10 et 11 (*fig.* 39 et 40) la cellule ventrale provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche s'est dédoublée donnant ainsi 1 cellule interne supplémentaire *v'* (*fig.* 40).

On voit sur la planche photographique I que la feuille V, représentée de profil en V *bis*, présente son maximum d'épaisseur à la hauteur de la coupe 13. La coupe 14 (*fig.* 41) montre très nettement que cette épaisseur remarquable est due surtout à l'allongement des cellules périphériques formant un véritable tissu en palissade, déjà signalé plus haut pour la feuille précédente.

Immédiatement après ce lieu de plus grande épaisseur la coupe de la feuille présente un aspect aplati qu'elle conserve jusqu'à la base de cette zone.

Il n'y a aucune raison de penser que le développement de la zone à coupe biconvexe se soit produit autrement que celui des zones comparables des feuilles plus jeunes. Je décrirai celui-ci d'après la figure 41. La cloison 11 a dû se former la première, puis les cloisons 2*g*2*g* et 2*d*2*d*, limitant ainsi 4 cellules fondamentales. Chacune de ces cellules fondamentales s'est divisée par une première cloison péricline *m*. Dans les 2 cellules fondamentales médianes il s'est produit ensuite d'autres cloisons périclines *p* isolant 4 cellules internes *i*, 2 cellules ventrales *v* et 2 cellules dorsales qui, par 2 cloisons anticlines, donneront 4 cellules dorsales *d*. Dans les 2 cellules fondamentales ne touchant pas la cloison médiane 11 il apparaît en général, après la cloison péricline *m*, des cloisons anticlines telles que *a*, plus ou moins inclinées sur la cloison *m*, auxquelles succèdent des cloisons périclines telles que *b* qui augmentent ainsi le nombre des cellules internes en donnant des cellules homologues des cellules $c_1c_2c_3c_4$ de la feuille IV (*fig.* 23 à 26). Dans la cellule fondamentale qui est le plus à droite il se produit en général 1 ou 2 cloisons périclines *e* (*fig.* 34 à 42), parallèles à la cloison *m*, avant qu'il n'apparaisse des cloisons anticlines telles que *f* (*fig.* 38 à 42). Les coupes 17 à 19 nous montrent l'une des 4 cellules dorsales qui s'est divisée par une cloison péricline pour donner une petite cellule interne *g* (*fig.* 43 à 45). Remarquons que c'est à

gauche de la médiane de la feuille que cette cellule *g* apparaît. L'asymétrie se manifeste donc ici nettement : le côté gauche étant plus épais que le droit. Plus près de la pointe nous avons vu que l'inverse avait lieu. Dans la coupe 17 (*fig.* 43) il y a 2 cellules internes de plus c_5 et c_6 qui se correspondent symétriquement. Cette cellule c_6 se voit encore dans la coupe 19 (*fig.* 45). On rencontre donc le plus grand nombre de cellules internes au-dessous de cet endroit où les cellules périphériques forment un tissu palissadique.

Les figures 46 à 48 correspondent respectivement aux coupes 20 à 22 (zone de coupes à contour plan du côté ventral et très convexe du côté dorsal). Il y a à la base du développement de cette zone 8 cellules fondamentales, et non plus 4 comme précédemment ; les 4 médianes se cloisonnent d'abord chacune au moyen de 3 parois périclines en 1 cellule dorsale, 1 interne et 1 ventrale. Les cellules dorsales se subdivisent ensuite en général chacune en 2 par une cloison anticline pour donner 8 cellules dorsales *d* (*fig.* 46) ou 6 (*fig.* 47).

La coupe 22 (*fig.* 48) nous présente une toute autre structure. Elle a un aspect presque triangulaire, dû à l'amincissement brusque des 2 bords de la feuille, et montre l'ébauche d'une lame foliaire à une couche, sous forme de 2 cellules *f* de chaque côté (*fig.* 48). Il n'y a plus que 4 cellules centrales correspondant aux cellules que nous avons appelées *i* dans les dessins précédents. En effet la cellule fondamentale de droite s'est divisée par une cloison péricline en 1 cellule ventrale et 1 dorsale, mais la cellule dorsale au lieu de se diviser par 1 cloison péricline s'est divisée par 1 anticline *a* (*fig.* 48). Le segment de nervure provenant de la cellule fondamentale médiane de droite (située entre les parois 11 et 2*d*2*d*) (*fig.* 48) est donc bien moins différencié que celui provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche (située entre 11 et 2*g*2*g*) (fig. 48) d'autant plus que dans ce segment une des cellules dorsales a donné 1 cellule correspondant à la cellule *g* de la figure 43.

Dans les 2 coupes suivantes (les 23 et 24) (*fig.* 49 et 50) on constate encore plus nettement cette réduction dans le développement des segments du côté droit par rapport à ceux qui

leur sont homologues du côté gauche. Le nombre des cellules internes *i* est réduit à 1 dans les figures 49 et 50.

Le processus signalé pour le cloisonnement de la cellule fondamentale médiane de droite dans la figure 48 (production d'une cloison *a*) se rencontre dans la figure 46 pour la cellule fondamentale médiane de gauche et dans la figure 50 dans les cellules fondamentales médianes de droite et de gauche.

Dans la figure 50 la cellule dorsale *d* ne s'est pas encore subdivisée par une cloison péricline. Ceci montre que, dans ce mode de cloisonnement, c'est bien la cloison *a* qui apparaît la première et non les cloisons péricIines telles que *b* qui viennent subdiviser les cellules dorsales. Comme ces cloisons *b* se placent en effet souvent dans le prolongement l'une de l'autre elles pourraient faire croire à l'existence d'une cloison péricline unique (voir *fig.* 49 et 50).

Le côté droit de la lame foliaire possède 5 cellules sur la coupe alors que la partie gauche n'en possède que 4 (*fig.* 50).

L'allongement de la partie droite est donc aussi manifeste que la simplification de son développement et la réduction de son épaisseur.

Feuille VI.

Cette feuille a 660 micra ou 0^{mm},66 de longueur. J'ai décrit les premières feuilles avec un assez grand détail, coupe par coupe, car elles étaient encore en plein développement. Les parois cellulaires de leur segmentation primitive et spécialement celles de leurs cellules fondamentales étaient encore reconnaissables. Ce n'est plus maintenant que la partie basilaire qui présente ces caractères méristématiques. C'est pourquoi j'étudierai peu la région de la pointe, qui est restée semblable à ce qu'elle était dans les stades précédents. L'étude de la base foliaire nous montrera le développement de la zone formant gaine, qui n'avait encore que 3 coupes de hauteur dans la feuille V.

J'étudierai plus complètement la feuille VII (la plus longue de celles décrites ici).

En regardant la planche photographique I on est frappé du

fait que dans cette feuille VI, presque aussi grande que la feuille VII, la gaine n'est guère plus développée que dans la feuille V, notablement plus courte. Ceci nous montre bien que le lieu du maximum de croissance se déplace de la pointe à la base de la feuille comme dans une coupe du centre à la périphérie (fait déjà signalé).

Au point de vue de la coloration des membranes cellulaires, on ne trouve que la coloration brune de la pointe jusqu'a la 34[e] coupe. Dans la 35[e] la coloration violette apparaît au centre et ventralement ; on la rencontre jusque vers la coupe 42 dans les cloisons du centre de la nervure. Dans cette feuille, comme dans la précédente, la coloration brune s'étend sur toute la zone à coupe circulaire et la coloration violette sur la zone à coupe biconvexe. Dans les feuilles suivantes il n'en sera plus ainsi, la coloration brune gagnant rapidement la base de la feuille, précédée de la coloration violette.

Les figures 51 à 53 représentent des coupes de l'extrême pointe et nous offrent une structure identique à celle déjà observée chez les feuilles précédentes (*fig.* 6 à 8, 15 à 17, 30 à 32) sauf l'épaissement un peu plus grand des parois cellulaires externes, qui commence par la pointe de la feuille comme tous les autres processus de différenciation.

Les figures 54 à 58 représentent des coupes dans la zone ayant pour origine 4 cellules fondamentales. La 9[e] coupe (*fig.* 54) montre un aspect très semblable à celui des coupes 7 et 8 (*fig.* 36 et 37) de la feuille V. L'effilure plus prononcée du côté gauche vers la pointe est donc assez générale puisque nous la retrouvons dans les feuilles VII (*fig.* 65 et 66) et IX (*fig.* 103).

A la base de la zone biconvexe on constate une certaine tendance à la multiplication des cellules ventrales, fait déjà indiqué dans une zone comparable de la feuille V (*fig.* 45). Du côté dorsal il en est de même. Nous voyons dans la zone à coupe plan convexe un grand nombre de cellules *g* (*fig.* 55 à 60), formées par division des cellules dorsales au moyen de cloisons périclines et qui correspondent exactement aux cellules *g* (*fig.* 43 à 45) de la même zone de la feuille V.

Dans la zone basilaire les coupes 29 à 42 (*fig.* 60 à 62) ont

dû passer à l'origine par un stade analogue à celui représenté par la coupe 23 de la feuille V (*fig.* 49). Une seule coupe de la partie engainante de la feuille V correspond donc à peu près à 2 coupes de la même zone de la feuille VI. L'accroissement commence par conséquent à devenir assez intense à la base.

L'asymétrie foliaire est moins marquée dans cette région de la feuille VI que dans les 2 feuilles précédentes, mais décelable cependant : en comptant par exemple le nombre des cellules de la lame foliaire de chaque côté et en comparant les segments homologues de la nervure issus de cellules fondamentales symétriques.

Feuille VII.

Cette feuille a 810 micra soit $0^{mm},8$ de longueur, c'est-à-dire qu'elle a atteint la grandeur de nombreuses feuilles adultes. En effet la feuille VIII, plus âgée qu'elle mais plus petite, est presque complètement développée. La feuille VII n'a plus guère qu'à acquérir une gaine d'une plus grande largeur.

Dans la première coupe où l'on aperçoit cette feuille elle apparaît sous forme de 2 cellules, puis, à la mise au point inférieure, sous forme de quadrants indivis. Dans la coupe suivante on voit une cellule centrale. Enfin dans la 3e coupe (*fig.* 64) nous voyons 3 cellules fondamentales à l'origine du cloisonnement et une centrale. La coupe 4 montre 2 cellules centrales et la coupe 5 en montre 4. La pointe de cette feuille ne semble différer des précédentes que par l'apparition très précoce de 4 cellules fondamentales à la nervure : c'est sans doute pourquoi elle est bien moins effilée.

Les coupes 6 et 7 (*fig.* 65 et 66) nous montrent cette atrophie de la nervure du côté gauche que nous avions déjà mentionnée pour la feuille V (*fig.* 35 à 37) et la feuille VI (*fig.* 54). Mais bientôt c'est le côté droit qui s'allonge nettement et c'est de ce côté qu'apparaissent les cellules internes. C'est ainsi que dans la coupe 6 (*fig.* 65) la première cellule interne c_2 qui se forme après les 4 cellules internes fondamentales i est du côté droit. Dans la 7e coupe (*fig.* 66) la cellule c_4 est encore du côté droit. Dans la 20e coupe (*fig.* 71) c'est toujours du côté droit qu'appa-

raît la cellule c_6, début du stade à 12 cellules internes. Lorsque ce stade est complètement réalisé il se forme encore une cellule interne de plus c_{10} du côté droit (*fig.* 76). C'est dans cette coupe 25 (*fig.* 76), qui se trouve vers le bas de la zone elliptique, que se rencontre le plus grand nombre de cellules internes. En examinant d'ailleurs tous les dessins on constate facilement qu'il y a toujours beaucoup plus de cellules internes à droite qu'à gauche.

Dès le début de la zone à coupe plan convexe nous voyons se produire une réduction du cloisonnement, analogue à celle décrite dans la même zone des feuilles précédentes (voir par exemple *a, fig.* 48 pour la feuille V). J'avais alors fait remarquer que la cellule fondamentale médiane de droite s'était divisée par une cloison péricline en une cellule ventrale et une cellule dorsale, comme toutes les cellules fondamentales ; puis que la cellule dorsale ainsi formée, au lieu de se diviser par une cloison péricline pour donner une cellule interne fondamentale, s'était divisée au contraire d'abord par une cloison anticline *a*. Dans la feuille VII ce processus se produit dans la cellule fondamentale de gauche (voir *a, fig.* 77 à 80). Il s'étend ensuite également à l'autre côté, dans toute la zone à coupe concave qui n'a pas encore développé de lame foliaire formant gaine (voir *a* et *b, fig.* 81 à 86). Je ferai remarquer que toute cette région intermédiaire n'était même pas indiquée par une coupe dans la feuille V et dans la feuille VI, car cette régression n'avait commencé à se produire dans ces feuilles que dans la zone formant la gaine (voir *a, fig.* 61 à 63).

Lorsque la face ventrale cesse d'être plane et juste avant qu'elle ne devienne concave, on constate un allongement et un amincissement du côté gauche [voir surtout coupe 31 (*fig.* 80)]. La feuille VI montrait à l'endroit correspondant une structure analogue (voir la figure 59 qui représente la coupe 36 de la feuille VI.) Cette irrégularité doit être due à des pressions exercées par les feuilles adjacentes au même stade du développement.

La gaine présente ici une grande hauteur et l'on peut constater combien son accroissement a été rapide quand on la compare à celle de la feuille VII. Dans les feuilles VI et VII

elle apparaît à la 42e coupe à partir de la pointe (*fig.* 62 et 63 pour la feuille VI, *fig.* 87 pour la feuille VII). Ceci prouve que la feuille VII, qui a dû passer évidemment par un stade analogue à celui de la feuille VI, n'a développé récemment que sa gaine foliaire ; celle-ci atteint une hauteur de 12 coupes, alors qu'elle avait une hauteur de 3 coupes seulement dans la feuille VI. : la gaine a donc quadruplé.

Nous voyons, comme pour les feuilles précédentes, que la zone d'accroissement maxima se rapproche de plus en plus de la base. En regardant en effet les coupes 42, 44 et 47 (*fig.* 87 à 89) on voit aisément qu'elles correspondent à la coupe 23 (*fig.* 49) de la feuille V. La division en 4 cellules *h* (*fig.* 49) de la cellule dorsale primaire, provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche chez la feuille V, se retrouve intacte dans les coupes 42 et 47 (*fig.* 87 et 89) de la feuille VII (Dans les figures 49 et 87 les 2 cellules *h* externes sont seules indiquées). Dans la coupe 44 (*fig.* 88) les 2 cellules extérieures *h* se sont subdivisées chacune par une cloison anticline donnant 4 cellules *h'* Il est frappant de remarquer que c'est la cloison péricline *a* (*fig.* 87) qui s'est d'abord formée et que les 2 cellules ainsi séparées par cette cloison *a* se sont subdivisées chacune par une cloison péricline *p* (*fig.* 87) ; ces 2 cloisons périclines *p* se trouvent à peu près exactement dans le prolongement l'une de l'autre. La cloison anticline *b* (*fig.* 87 à 89) n'existait pas encore dans la figure 49. La première cellule ventrale de droite de la figurs 47 a donné 2 cellules *vd'* (*fig.* 87 à 89). La 2e cellule fondamentale de droite à partir de la cloison médiane, qui n'était encore divisée que par une cloison péricline dans la figure 50, donnant ainsi une cellule dorsale et une ventrale *l*, montre un développement bien plus grand dans les figures 87 et 88. La cellule ventrale donna 2 cellules *ve* dans la coupe 44 (*fig.* 88). La cellule dorsale se divisa d'abord en 2 par une cloison anticline *j* (coupes 42 et 44, *fig.* 87 et 88), les 2 cellules ainsi formées se divisèrent ensuite chacune par une cloison péricline dans la figure 87 (coupe 42) alors que la cellule de droite restait indivise *k* dans la coupe 44 (*fig.* 88). Dans la coupe 47 (*fig.* 89) la 2e cellule fondamentale de droite a donné seulement 3 cel-

lules superposées au moyen de 2 cloisons périclines (*fig.* 89). D'ailleurs cette coupe 47 (*fig.* 89) de la feuille VII ne peut dériver directement ni du stade représenté par la coupe 23 (*fig.* 49) ni de celui que montre la coupe 24 (*fig.* 50) de la feuille V. Car s'il peut provenir d'un stade analogue à la figure 49. en ce qui concerne le cloisonnement de la 2ᵉ cellule fondamentale de droite, il ne le peut pour la 2ᵉ cellule fondamentale de gauche qui se rattache au contraire au type de la coupe 24 (*fig.* 50). En effet, la cellule dorsale primaire provenant de cette cellule fondamentale s'est divisée par une cloison anticline *m* (*fig.* 50) comme dans les coupes 47, 48, 50 et 51 (voir *m, fig.* 89 à 92). Il est également curieux de constater la façon dont se divise en 4 cellules, par une cloison péricline suivie de 2 anticlines, la cellule de la nervure qui avoisine immédiatement la lame foliaire dans ces coupes de base (voir les cellules marquées *n* dans les figures 87 à 92). On voit qu'il y a en général un groupe de 4 cellules *n* de chaque côté de la nervure. Dans la formation d'un tel groupe la cloison péricline apparaît la première, car nous observons dans les coupes 42 et 50 (*fig.* 87 et 91) une cellule fondamentale qui a donné 4 cellules *n* en se cloisonnant d'abord au moyen de la membrane *o* (*fig.* 87 et 91). La cellule dorsale ainsi formée s'est divisée par une anticline *m* (*fig.* 87 et 91) alors que la cellule ventrale n'a pas changée. Les coupes 48, 50 et 51 (*fig.* 90 à 92) de la feuille VII dérivent visiblement d'un stade très comparable à celui représenté par la coupe 24 (*fig.* 50) de la feuille V.

Au sujet du développement de la lame foliaire on voit, d'après les figures 90 à 92, que les divisions se produisent n'importe où et non pas uniquement près de la nervure ou du bord de la feuille. (On reconnaît qu'une cellule vient de se diviser lorsque les noyaux des 2 cellules-filles sont en face l'un de l'autre et assez rapprochés de la jeune paroi qui vient de se former, la ligne qui joint leurs centres étant perpendiculaire à la paroi de séparation qui est naturellement très mince. Les insertions d'une telle paroi ne correspondent pas encore à un enfoncement de la surface externe, comme cela a lieu pour les membranes plus âgées). On voit ainsi des parois venant de se former en *r* (*fig.* 90 à 92). Les jeunes cellules

se reconnaissent également à ce que leur volume est de moitié moindre que celui des autres cellules.

Feuille VIII.

En regardant la planche photographique I on est frappé par le fait que cette feuille est plus courte que la précédente, ce qui doit être une simple particularité individuelle. Cette feuille est nettement plus large que la feuille VII, dans toutes ses parties et spécialement vers sa pointe. Je dois dire que les coupes du sommet ayant été un peu écrasées il se peut qu'il y ait quelques inexactitudes dans la reconstitution. Il n'y a plus que la partie engainante de la feuille qui mérite une description, puisque c'est la seule qui se soit accrue notablement et distingue cette feuille de la précédente.

Cette feuille VIII a complètement terminé ses divisions cellulaires car la coloration violette des parois, qui montre le début de la différenciation de la membrane, se voit encore dans la nervure à l'endroit où celle-ci va se fusionner avec la tige. La coloration brune des membranes, qui était devenue moins intense du côté ventral et au centre de la nervure vers la coupe 35, commence à faire place vers la coupe 39 à la coloration violette, qui se manifeste comme toujours d'abord au centre et du côté ventral de la nervure. Ce n'est qu'à partir de la coupe 41 que la coloration violette s'est généralisée et se voit nettement, alors que les cellules marginales de la lame foliaire et les cellules épidermiques dorsales de la nervure possèdent seules des traces de la coloration brune. Quelques coupes, dans la zone de pointe de la feuille VIII, nous montreront que cette feuille s'est développée d'une façon tout à fait identique à celle des feuilles précédentes. C'est ainsi que la coupe 16 (*fig.* 93) possède sensiblement le même aspect que la coupe 18 (*fig.* 70) de la feuille VII : la partie gauche de ces 2 coupes est large et trapue alors que la partie droite s'effile. Il est cependant très intéressant de constater que dans la feuille VIII le mode de cloisonnement trouvé seulement à la base dans les autres feuilles se rencontre ici très haut vers la pointe. Dans les

figures 93 à 97 nous ne voyons en effet que trois cellules internes correspondant aux cellules désignées par la lettre *i* dans les coupes des autres feuilles; car la cellule dorsale primaire, issue de la cellule fondamentale médiane de droite, s'est divisée par une cloison *b* (*fig.* 93 à 97) analogue à la cloison *b* des figures 81 à 86 (feuille VII). Mais ici c'est bien du côté droit comme dans la feuille V (voir cloison *a, fig.* 48) et non du côté gauche que ce mode de cloisonnement s'est d'abord manifesté. C'est ce cas qui doit être normal, car c'est ce côté qui s'amincit et s'allonge chez toutes les feuilles de cette espèce dans les coupes proches de la base foliaire.

Les coupes 27, 29 et 31 (*fig.* 94 à 96) correspondent à cette zone de la feuille VII à coupe en forme de croissant et sans lame foliaire, intermédiaire entre la gaine et la partie plan convexe [voir coupes 33 à 38 (*fig.* 81 à 86) de la feuille VII]. Je ne parlerai pas des cloisonnements de cette zone décrits chez la feuille précédente.

Les coupes 40 et 42 (*fig.* 98 et 99) de la feuille VIII sont très comparables aux coupes 50 et 51 (*fig.* 91 et 92) de la feuille VII. On y voit, comme dans celles-ci, les quatre cellules *n* mais seulement du côté droit de la nervure (*fig.* 98 à 100). La cellule épidermique ventrale, issue de la cellule fondamentale médiane de droite, s'est divisée en deux par une cloison anticline donnant 2 cellules *ve* (*fig.* 98 à 101). Ceci n'est d'ailleurs qu'une conséquence de l'aplatissement de toute la nervure et spécialement des cellules ventrales et internes de celle-ci, que l'on constate à son plus haut degré dans les coupes 42 et 44 (*fig.* 99 et 100). Les coupes 44 et 45 (*fig.* 100 et 101) montrent une réduction encore plus grande, car il n'y a plus qu'une cellule interne *i*.

Dans la lame foliaire on peut considérer que les divisions ont complètement cessé.

Feuille IX.

Je vais enfin parler très succinctement de la feuille IX. Elle doit avoir à peu près $0^{mm},8$ de longueur, car je l'ai rencontrée dans 53 coupes. Ses parois cellulaires sont entièrement

brunies, sauf à l'endroit de l'insertion, dans les 2 coupes inférieures, où elles sont violettes.

Je comparerai les coupes de la feuille IX à celles de la feuille VII, décrite avec détails.

La coupe 4 (*fig.* 102) n'est pas autre chose que la coupe 3 (*fig.* 64) de la feuille VII, mais bien plus évoluée. Nous retrouvons jusque dans cette feuille IX (coupe 6, *fig.* 103) l'allongement du côté gauche constaté déjà dans la feuille V (coupes 6 à 8, *fig.* 35 à 37), la feuille VI (6e coupe, *fig.* 54) et la feuille VII (coupes 6 et 7, *fig.* 65 et 66). Cette asymétrie doit être due aux pressions des feuilles adjacentes lors du développement.

Toute la zone ayant pour origine 4 cellules fondamentales n'a rien de bien particulier. La ressemblance de la coupe 28 (*fig.* 107) de la feuille IX avec la coupe 29 (*fig.* 95) de la feuille VIII est très grande. La coupe 34 (*fig.* 108) de la feuille IX peut être comparée à la coupe 33 (*fig.* 97) de la feuille VIII. On est frappé, en regardant ces coupes, de la grandeur des cellules comparées à celles de la coupe 40 de la feuille VIII (*fig.* 98) et particulièrement en ce qui concerne la lame foliaire. On peut faire la même remarque en comparant toutes les coupes faites dans la gaine de cette feuille avec celles faites dans la même zone de la feuille VIII. Ceci n'a rien de surprenant, car dans la feuille VIII la gaine venait de terminer ses divisions, tandis que dans la feuille VIII l'état adulte est complètement atteint, sauf pour les deux ou trois coupes de base.

Malgré le nombre très restreint de couches cellulaires il est très difficile de suivre le cloisonnement dans cette feuille, dont les cellules se sont déplacées et ont exercé des pressions les unes sur les autres. C'est pourquoi, dans plusieurs de mes dessins (*fig.* 108 à 111) je n'ai pas indiqué les cloisons fondamentales par des traits renforcés.

La figure 113 montre la feuille IX se fusionnant avec la tige par son côté gauche. La partie encore libre de la lame foliaire *l* (*fig.* 113) présente deux couches sur une grande partie de son étendue, ce qu'on constate souvent à l'endroit de l'insertion des feuilles de Mousses sur la tige.

Description de jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch vues en entier, à plat.

J'ai disséqué quelques points végétatifs d'*Andreaea crassinervia* Bruch, extraits toujours du même matériel, fixé et conservé comme je l'ai dit plus haut. J'ai pu observer directement, sans aucune coloration, les noyaux et leurs masses chromatiques.

En faisant la moyenne d'un certain nombre de mesures, j'ai trouvé que les feuilles adultes avaient à peu près $1^{mm},1$ de longueur. Limpricht (27) (page 143) indique comme longueur des feuilles : 0,9 à 0,22 et jusqu'à 1,35 à $0^{mm},27$.

La figure 114 représente une très jeune feuille à peu près entière et mesurant 1/33 de millimètre de hauteur, donc très sensiblement égale à la feuille I décrite par moi plus haut. Si l'on se reporte à la description de cette feuille I, on constate qu'elles ont sensiblement la même structure. La figure 114 possède à sa pointe une cellule qui a bien les caractères d'une initiale, vu la grandeur de son noyau *a* (*fig.* 114) d'un diamètre de $6^{\mu},4$, et possédant une masse chromatique de $2^{\mu},4$ de largeur. La cellule sous-jacente a un noyau aplati *b* (*fig.* 114) dont le plus grand axe a $6^{\mu},8$ et le petit $3^{\mu},2$ avec une masse chromatique de $1^{\mu},6$. Cette cellule sera probablement l'origine de la partie à coupe circulaire. Les deux échelons inférieurs donneront la portion à coupe elliptique et la gaine. Les dimensions du noyau *e* (*fig.* 114) sont $4^{\mu},4$ pour l'ensemble du noyau et $1^{\mu},6$ pour la masse chromatique. Pour le noyau *f* (*fig.* 114) le diamètre du noyau est de $3^{\mu},2$ et celui de la masse chromatique de $1^{\mu},2$. Les dimensions de ces noyaux sont sensiblement celles qu'on rencontre dans toute la partie méristématique de feuilles même bien plus âgées.

On constate déjà dans cette très jeune feuille une asymétrie visible, car aux deux cellules *c* il ne correspond qu'une cellule *d* de l'autre côté de la cloison médiane de la feuille.

Une feuille un peu plus âgée (*fig.* 115) ne présente déjà plus à son sommet de cellule spéciale. L'initiale a dû être remplacée par les deux cellules a_1 et a_2 qui formeront sans doute l'extrême pointe constituée, jusqu'à l'état adulte, par deux cellules empi-

lées l'une sur l'autre. La cellule *b* (*fig.* 115) est encore indivise, mais elle s'est allongée, ce qui a permis à son noyau de prendre un contour circulaire normal, au lieu d'être aplati comme celui de la cellule *b* (*fig.* 114).

Nous voyons dans cette jeune feuille (*fig.* 115) les cellules de la périphérie se diviser plus activement que celles du centre. C'est ainsi que les 2 cellules *c* sont placées en face d'une seule cellule interne *d* (*fig.* 115). Ce fait se rencontre d'ailleurs généralement chez les Mousses (voir les travaux de Nägeli, que j'ai résumés plus haut) et est en rapport avec la formation de la nervure.

La figure 116 représente une feuille un peu plus âgée et d'une forme triangulaire, la base étant assez élargie. J'ai marqué par des traits renforcés ce qui correspond à la limite des segments détachés par l'initiale, ou simplement aux principales divisions de ceux-ci, ainsi que la cloison médiane. On voit aisément que du côté gauche, entre *aa* et *dd*, il y a 3 rangées de cellules, alors qu'il n'y en a que deux du côté droit.

Le fait le plus intéressant consiste en la présence des cloisons *e* et *f*, qui semblent marquer le début du fonctionnement d'une initiale à 2 pans. Mais, tout de suite après, la cloison *gg* vient rétablir le cloisonnement au moyen d'un seul pan. Il peut donc exister, même dans cette espèce, une initiale à 2 pans.

La figure 117 montre la pointe d'une feuille atteignant $0^{mm},17$ de longueur. On remarquera la grandeur des cellules de la pointe et l'épaisseur de leurs parois : ceci indique qu'elles ont perdu leur faculté de multiplication.

La figure 118, qui représente une feuille de 1/4 de millimètre de longueur, montre une coloration brune des parois de sa cellule de pointe. La cellule située au dessous a encore des parois jaune brun. Cette feuille est donc très semblable à la feuille IV décrite plus haut. En la faisant rouler entre le porte-objet et le couvre-objet elle s'est présentée à moi sous différents aspects ; ainsi la figure 119 montre sa pointe vue de face. J'ai figuré quelques noyaux, ce qui permettra de se rendre compte de leur grandeur relative par rapport aux cellules qui les contiennent.

Les figures 120, 121, 123 à 128 représentent le contour géné-

ral de jeunes feuilles de plus en plus âgées. Ceci nous montre d'abord leurs changements de formes, ce dont nous avions déjà pu nous rendre compte au moyen des reconstitutions en plastiline. De plus on peut voir la progression de la coloration brune sur la surface foliaire; j'en ai marqué la limite approximative par un trait. J'ai indiqué de même la limite de la coloration jaune brun, qui la précède dans sa marche vers la base de la feuille. Naturellement ces zones ont des limites peu précises.

La figure 120 indique le contour d'une feuille ayant 1/10 de millimètre de longueur (c'est-à-dire à peu près la taille de la feuille III). La forme en est semblable et aucune partie n'est colorée

La figure 121 est une feuille de 1/4 de millimètre (dimension de la feuille IV). La figure 122 représente la pointe de cette même feuille plus grossie. Les 2 premières cellules ont des parois à coloration jaune et qui sont très épaissies, comme on le constate d'après la figure 122.

La figure 123 montre une feuille intermédiaire comme longueur entre les feuilles V et VI décrites plus haut.

Jusqu'ici la séparation, entre les zones de couleurs différentes, était marquée par une ligne perpendiculaire à la plus grande dimension de la feuille. Dans les feuilles plus âgées, au contraire, cette ligne est courbe, car les colorations gagnent d'abord les bords de la feuille. C'est ce que l'on constate dans la figure 124 (feuille de 0^{mm},66 de longueur), la figure 125 (feuille de 0^{mm},70 de longueur) et la figure 126 (feuille de 0^{mm},95 de longueur). Enfin dans les feuilles ayant atteint la taille adulte, les colorations gagnent également plus vite le long de la nervure. Ce dernier processus est spécialement net sur la figure 127 pour la coloration brune. La figure 128 montre la progression plus rapide de celle-ci le long des bords de la feuille et le long de la nervure.

Développement de la feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg.

Limpricht (27) (dans le « Rabenhorsts Kryptogamen Flora » page 144) indique une longueur de 1^{mm},4 et une largeur de 0^{mm},35 pour la feuille de cette espèce.

La feuille représentée par la figure 129 a 1^{mm},7 de longueur. Les feuilles sont nettement en forme de faux, à pointes dirigées d'un même côté, comme dans l'espèce précédente. La figure 129 a été faite, comme tous mes dessins, à la chambre claire. On peut donc se rendre compte d'un coup d'œil de la forme et de la disposition des cellules : vers la base on voit celles de la nervure très allongées dans la direction de la base à la pointe, alors que celles des bords sont allongées perpendiculairement à cette direction à l'endroit où la feuille est la plus large (*fig.* 129). Tout à fait à la base ces dernières s'allongent au contraire comme les cellules de la nervure. D'ailleurs, dans la région basilaire, toutes les cellules sont allongées dans ce sens. Dans le reste de la feuille, elles ont des dimensions sensiblement égales dans toutes les directions et présentent un contour arrondi.

En coupe, la feuille n'a guère plus de 3 couches de cellules, comme Limpricht (27) l'avait déjà remarqué. La nervure est donc bien moins épaisse que chez l'*Andreaea crassinervia* Bruch et d'ailleurs l'aspect d'une coupe transversale de feuille distingue facilement ces 2 espèces ; celle d'*Andreaea angustata* Lindberg étant toujours aplatie dorso-ventralement jusqu'à l'extrême pointe et ne présentant jamais un contour circulaire. Dans la partie la plus épaisse, la coupe de la feuille a un aspect losangique, les 2 diagonales se coupant à angle droit et la plus petite marquant la direction dorso-ventrale.

C'est dans cette espèce que j'ai observé une feuille à 2 lobes, montrant ainsi une grande ressemblance avec la feuille de nombreuses Hépatiques dans sa forme extérieure. J'ai publié sur ce sujet une note (31) où l'on voit un certain nombre de coupes transversales à différents niveaux de cette feuille anormale. J'en ai profité pour citer tous les autres traits de ressemblance déjà remarqués par les auteurs entre Hépatiques et Andréacées, aux points de vue de l'anatomie et du développement de ces végétaux.

Kühn (28), qui n'a guère étudié dans sa thèse que le développement de l'*Andreaea petrophila* Ehrh., espèce énerve, et rapidement celui de l'*Andreaea rupestris* ?, pourvue d'une faible nervure, considère que les Andréales s'éloignent des autres

Mousses, car dans ces espèces le développement de la feuille, qui a lieu en général au moyen d'une initiale à un pan, les rapproche au contraire des Hépatiques. Cet auteur (28) a signalé, au sujet du fonctionnement de l'initiale des feuilles, un fait unique dans le règne végétal : c'est que l'on peut rencontrer, non seulement dans une même espèce, mais chez un même individu, et, ce qu'il y a de plus inattendu, dans une même feuille, tantôt une initiale à un pan et tantôt une initiale à 2 pans. C'est ainsi que la figure 34 de la planche V de sa thèse nous montre la pointe d'une feuille assez large dont le cloisonnement a dû s'effectuer tout d'abord au moyen d'une initiale à 2 pans, puis finalement par une initiale à un seul pan. C'est un cas assez fréquent d'après Kühn (28) dans l'*Andreaea petrophila* Ehrh..

Berggren (29), analysant le travail de Kühn, résume en même temps le résultat de ses recherches personnelles. Il prétend avoir rencontré une initiale à un seul pan chez toutes les Andréales possédant une nervure, sauf chez l'*Andreaea nivalis* Hook.. Les espèces sans nervure posséderaient au contraire toutes une initiale à 2 pans, sauf l'*Andreaea alpina* Hedw. et l'*Andreaea petrophila* Ehrh. à feuilles étroites.

Gœbel dans son Organographie (22) nous dit qu'il n'a pas étudié les débuts du développement de la feuille d'*Andreaea rupestris*?, mais il pense qu'une cloison oblique se forme d'abord, comme pour donner une initiale à 2 pans, et que les parois transversales apparaissent ensuite. Il aurait observé un processus de ce genre dans les feuilles primordiales de *Schistostega* Mohr, formées quelquefois d'une simple rangée de cellules. Ce pourrait être aussi selon lui le cas chez *Ephemerum* Hampe. Il croit que la croissance de la feuille au moyen d'une initiale à un seul pan est un mode primitif rappelant les Hépatiques. On trouverait chez *Diphyscium* (Ehrh.) Mohr, comme chez *Andreaea* Ehrh., le passage du mode de cloisonnement à 1 pan à celui à 2 pans. Gœbel remarque enfin que les Mousses ne sont pas seules à présenter des faits de ce genre : les feuilles de *Salvinia* (Micheli) All. auraient des initiales à 2 pans alors que celles de l'*Azolla* Lam. n'en posséderaient jamais.

J'ai dit plus haut, à propos de l'*Andreaea crassinervia* Bruch,

qui est le type des Andréales à nervure, avoir trouve une feuille qui avait dû présenter un instant une initiale à 2 pans (voir *fig.* 116). J'ai découvert chez *Andreaea angustata* Lindberg des cas encore plus nets. Dans cette espèce les feuilles généralement aciculaires présentent normalement une initiale à un seul pan (voir *fig.* 129 à 132, pour des pointes de feuilles ayant achevé leur différenciation, et *fig.* 133 à 136, pour de très jeunes feuilles). En disséquant un bourgeon terminal, je trouvai 3 jeunes feuilles d'âges divers (*fig.* 137 à 139) qui me présentèrent des cas très nets de ces 2 modes de cloisonnements. La figure 137 montre une très jeune feuille qui s'est cloisonnée d'abord au moyen d'une initiale à 1 pan. Ensuite apparurent 2 cloisons, *a* puis *b* (*fig.* 137), qui donnèrent naissance à une initiale à 2 pans. Cette initiale *i* n'a encore détaché qu'une cellule. La figure 138 montre une feuille un peu plus âgée, qui grandissait certainement au début par le moyen d'une initiale à 1 pan à laquelle a succédé bientôt une initiale à 2 pans par suite de la production des cloisons *a*, puis *b*. Mais ici l'initiale à 2 pans a déjà donné 4 segments (1, 2, 3, 4, *fig.* 138).

Dans la figure 139, qui représente une feuille plus âgée, il y a eu un instant une initiale à 2 pans provenant des cloisons *a* et *b* (*fig.* 139), mais elle a cessé de fonctionner immédiatement après avoir été formée. Il est à remarquer que la production de l'initiale à 2 pans est souvent indiquée par la courbure de la cloison qui précède *a*. C'est ainsi que dans les figures 138 et 139 la cloison *c* est fortement courbe alors que les cloisons précédentes *d, e, f,* etc., sont à peu près planes. Au point de vue du cloisonnement des segments, lorsqu'il y a une initiale à un seul pan, on constate que la première cloison apparaissant dans le jeune segment est dirigée suivant le plan de symétrie. Elle délimite la partie droite et la partie gauche de la feuille. Les 2 cellules ainsi formées, *d* et *g* par exemple pour la figure 136, évolueront chacune comme un segment devant son origine à une initiale à 2 pans, tel que 1 et 2 (*fig.* 138), c'est-à-dire qu'il apparaît dans chacune une cloison péricline, telle que *p* (*fig.* 136). Les cellules extérieures se divisent ensuite par une cloison anticline, telle que *a* (*fig.* 136); celles situées contre la ligne médiane restent au contraire encore indivises à ce

stade. Vers la base de la feuille (*fig.* 136) on a un autre type de cloisonnement. Les cellules externes se divisent par des cloisons périclines *b* (*fig.* 136) et les internes par des cloisons anticlines *c*. Dans la figure 135 on voit nettement que les cloisons anticlines progressent vers le centre en partant des bords. Il semble bien que presque toujours la cellule interne se divise d'abord par une cloison péricline, telle que *p* (*fig.* 135). La plus externe des 2 cellules ainsi formées se divise à son tour par une cloison anticline, telle que *b* (*fig.* 135) placée dans le prolongement d'une cloison anticline, telle que *a* (*fig.* 135), qui a divisé la cellule externe du segment. Après qu'une cloison, telle que *c* (*fig.* 135), se plaçant dans la continuation de *a* et de *b* vient diviser la cellule la plus interne, le cloisonnement se poursuit par la formation de cloisons anticlines, le plus généralement dans les cellules externes, telles que *g* (*fig.* 139). Ce nouveau système de parois anticlines se propage vers l'intérieur et les nouvelles cloisons anticlines se placent les unes dans le prolongement des autres. On a ainsi des cloisons, telles que *g, h, i* (*fig.* 139), qui semblent n'en former qu'une seule.

En examinant les diverses figures, faites comme toujours rigoureusement d'après nature, on constatera de nombreuses exceptions au schéma de développement que je viens d'exposer. La figure 134 nous en offre un exemple : la cellule *c* y est restée indivise. Cette figure nous montre encore un point très intéressant, car on y voit l'évolution ultérieure du segment basal limité par *ee* et *ff*, correspondant au segment basal de la figure 136 (*ee*, *ff*) dont j'ai parlé plus haut. Les 4 cellules h_1 (*fig.* 134) correspondent à la cellule *h* (*fig.* 136) et les i_1, j_1, k_1, l_1, m_1, n_1 (*fig.* 134) respectivement à *i, j, k, l, m, n* de la figure 136. Les cloisons anticlines et périclines se plaçant toujours à peu près dans le prolongement l'une de l'autre, il est à peu près impossible de savoir combien de fois l'initiale d'une feuille a fonctionné. Les traits renforcés, que j'ai marqué comme étant la limite des segments, afin de faciliter l'explication du processus de cloisonnement, ne séparent donc certainement pas tous des segments successifs détachés par l'initiale, mais indiquent peut-être simplement les premières séries de cloisons anticlines qui se sont formées dans ceux-ci.

La coloration brune avance ici comme chez *Andreaea crassinervia* Bruch, plus rapidement le long des bords de la feuille. Dans les feuilles presque adultes j'ai constaté, comme chez l'espèce précédemment décrite, que la coloration progressait également plus vite le long de la nervure.

Les figures données par Kühn (28) dans sa thèse et par Berggren (26) en 1867, représentant des pointes de jeunes feuilles d'*Andreaea petrophila* Ehrh., permettent de conclure à un développement analogue à celui que je viens de décrire dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch et *angustata* Lindberg. Je citerai encore, comme remarque intéressante de Kühn (28), que les feuilles d'*Andreaea petrophila* Ehrh. seraient à l'origine d'un vert émeraude et qu'elles prennent ensuite une couleur de bronze, passant enfin au brun sombre presque noir. J'ai bien observé aussi une coloration verte dans la pointe des feuilles, mais comme j'avais coloré mes préparations au vert d'iode, je ne sais pas si j'ai eu affaire à une coloration artificielle ou naturelle. D'après Kühn lorsque le temps reste sec longtemps les initiales des feuilles cessent leur activité plus tôt. Cet auteur a remarqué également que le processus d'épaississement commence dans les membranes de la pointe de la feuille et s'étend de là peu à peu vers la base ; mais à partir de ce moment la croissance en épaisseur de la feuille est encore possible, car, si un changement de temps survient, il se produit non seulement un allongement important des cellules inférieures non encore épaissies, mais une croissance intercalaire très vive au moyen de cloisons transversales et à la suite de laquelle les cellules inférieures deviennent très petites et quadratiques. Le processus d'épaississement se produit dans les cellules voisines de la base d'une façon bien plus inégale que vers la pointe et les cloisons auraient une épaisseur si faible que, sur les coupes longitudinales, on pourrait croire les lumens des cellules en communication entre eux. Kühn a donc vu que c'était la pointe de la feuille qui se différenciait et cessait son développement bien avant la base. Dans mes dessins de coupes transversales je n'ai pas figuré l'épaississement exact des membranes cellulaires, car il est assez faible. Pour les feuilles vues à plat. je les ai figurées comme je les ai vues. L'espace

entre les cellules n'indique pas forcément la membrane, souvent difficile à voir, mais l'espace compris entre les plasmas, qui se sont peut-être rétractés un peu.

Berggren (26) a bien étudié les Andréales à nervure en 1867, mais d'après ce que je comprends de sa publication (celle-ci étant écrite en langue suédoise ne m'est accessible que par les figures), il ne s'occupe guère du développement, et presque uniquement d'anatomie. Il figure 10 coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, mais qui appartiennent certainement toutes à des feuilles adultes. Il représente également 8 coupes transversales de feuilles d'*Andreaea rupestris* ? à divers niveaux. La figure 19, de contour losangique, ressemble assez à une coupe de feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg, mais les autres coupes diffèrent notablement de cette dernière espèce, spécialement en ce que la nervure semble un peu plus épaisse et plus nettement séparée de la lame foliaire. La lame foliaire à une seule couche monte également plus haut vers la pointe que chez *Andreaea angustata* Lindberg. Pour *Andreaea Blyttii* Br. Eur., Berggren (26) figure : 10 coupes transversales de feuilles, une de tige et une vue à plat d'une pointe de feuille adulte ; puis une pointe de feuille jeune montrant l'initiale à un seul pan et le cloisonnement qui en résulte. Chez *Andreaea petrophila* Ehrh., il représente 2 pointes de feuilles vues à plat pour montrer le cloisonnement. Dans l'une d'elles il y a une initiale à 2 pans à la pointe, mais il semble d'après le cloisonnement que cette feuille ait dû posséder au début une initiale à un pan. Berggren (26) figure encore une coupe transversale dans la tige d'*Andreaea obovata* Theden. et une pointe de feuille vue à plat d'*Andreaea Hartmani* Theden., espèce sans nervure. On voit l'initiale à 2 pans à la pointe. Enfin pour *Andreaea nivalis* Hook. il montre l'initiale à 2 pans de cette espèce ; mais, à voir le cloisonnement sous-jacent, il semble qu'il y ait eu précédemment une initiale à un pan. Je fais la même remarque pour sa figure d'*Andreaea Hartmani* Theden.. C'est uniquement chez cette dernière espèce qu'il a figuré des coupes faites vraisemblablement dans de jeunes feuilles. Sa figure 36 montre une coupe dans une très jeune feuille ne possédant que 3 cellules

et correspondant au stade que j'ai appellé « en éventail ». Dans son analyse du travail de Kühn, Berggren (29) dit avoir trouvé toujours ce stade au début. Lorentz affirme la même chose pour les Mousses en général et je pense qu'il a raison. Dans ses figures 37, 38 et 39, Berggren montre la suite du cloisonnement dans des coupes transversales. Enfin il figure 4 coupes de feuilles adultes de cette espèce. On y remarque les papilles caractéristiques. Je citerai encore de Berggren (29) ce qu'il dit dans son analyse du travail de Kühn sur l'*Andreaea crassinervia* Bruch : la feuille de celle-ci, qui se développerait avec beaucoup de régularité, présenterait selon lui de nombreux points communs avec la croissance de l'embryon telle que le décrit Kühn. Pour la partie basilaire je ne vois pas bien la justesse de cette comparaison, qui ne peut avoir quelque valeur que pour la région d'extrême pointe à coupe circulaire. Berggren (29) ajoute en outre que, par opposition avec les autres Mousses, on ne trouverait pas de différences entre les cellules de la nervure, toutes de la même grandeur et possédant des parois aussi épaisses, mais qui seraient plus étroites et 4 à 5 fois plus longues que celles du parenchyme foliaire. Il a remarqué la grande régularité des divisions, qui permettrait de retrouver dans une feuille adulte la ligne médiane de la pointe à la base. Il prétend même que l'on aurait des deux côtés de la feuille 2 séries de cellules semblables en nombre et en longueur. Ceci est évidemment exact grosso modo, mais, ainsi que j'ai pu le montrer déjà dans *Andreaea crassinervia* Bruch, il y a une asymétrie très nette dans le développement à la base de la feuille. De plus, en étudiant avec soin les coupes successives d'une même feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg, j'ai constaté dans la structure anatomique une légère différence entre les 2 côtés de la feuille. C'est ainsi qu'on trouve en épaisseur 1 couche cellulaire de plus, alternativement à droite et à gauche de la cloison médiane. Je pense que les feuilles présentant cette asymétrie possèdaient peut-être une initiale à 2 pans qui l'aura causée.

Comme travail purement anatomique sur ces questions, je citerai celui de l'abbé Morin (30). Cet auteur représente (dans la planche I de sa thèse) 2 coupes transversales de feuilles d'An-

dréales à nervure: sa figure 6 est une coupe au sommet d'*Andreaea perichætialis* (Hook.) récoltée à l'île de l'Ermite. Les cellules épidermiques sont à lumen assez large tandis que les internes ont un lumen très étroit et rappellent les stéréides.

La figure 9 de cet ouvrage montre une coupe pratiquée au-dessus du milieu d'une feuille d'*Andreaea rupestris* Hedwig, récoltée sur les rochers de Saint-Herbot dans le Finistère. On y voit une courte lame foliaire, des cellules épidermiques à large lumen et des cellules internes ressemblant à des stéréides. Dans son texte (page 15) il rapproche les *Andreaea* Ehrh. des *Grimmia* Ehrh. il assure que les Andréales n'ont jamais d'eurycystes et qu'il serait prématuré de considérer comme telles les cellules ventrales.

Description d'une série de feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg.

Le développement de la feuille de cette plante est bien plus simple que celui de l'*Andreaea crassinervia* Bruch. Je décrirai comme pour cette espèce quelques jeunes feuilles. Celles-ci appartenaient à une tige terminée par un archégone. J'ai numéroté les feuilles en commençant, comme toujours, par la plus jeune.

Feuille I.

Cette feuille a 45 μ de longueur. Dès la pointe nous constatons qu'elle est aplatie dans le sens dorso-ventral. Il y a tout lieu de penser que nous avons affaire ici à une feuille poussant au moyen d'une initiale à 2 pans, car nous ne voyons pas, comme dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch, apparaître à la pointe un noyau situé vers le centre d'une cellule, puis un autre au-dessous. Ici c'est du côté gauche que le premier noyau *i* (*fig.* 140) apparaît. En abaissant la mise au point on voit le 2e noyau *n* (*fig.* 140). La cloison de séparation entre ces deux noyaux semble se déplacer lorsqu'on fait varier la mise au point du microscope et reste toujours peu nette, ce qui montre son obliquité. Enfin, ce qui confirme l'existence d'une initiale à deux pans, c'est que dans la coupe suivante (*fig.* 141)

le côté gauche est formé de deux cellules *g* (*fig.* 141). Il est le plus développé, car à droite il n'y a qu'une cellule *d* (*fig.* 141). Or, dans la figure 140, c'est le côté gauche, formé d'une cellule plus grande que celle située à droite, qui était le plus développé. Ce déplacement de droite à gauche et vice versa du côté le plus développé indique une initiale à deux pans : car une telle initiale en fonctionnant donne deux séries de segments ; une même coupe transversale rencontre forcément deux segments d'âge différent et par suite de développement différent. Cette asymétrie s'égalise évidemment très vite à mesure qu'on s'éloigne de l'initiale.

La figure 142 nous montre un stade en éventail parfaitement régulier. Dans cette espèce toutes les parties de la nervure dérivent du stade en éventail ; c'est ce qui ressort d'une manière évidente lorsqu'on regarde les coupes de la base au sommet de cette feuille (*fig.* 140 à 146). On ne peut donc distinguer dans celle-ci des régions aussi différentes dans leur développement que chez *Andreaea crassinervia* Bruch. Comme chez toutes les Mousses, c'est vers le milieu de la feuille que se rencontre le maximum d'épaisseur et de complication de structure. C'est ainsi que nous voyons dans les figures 143 et 144 les deux cellules fondamentales médianes divisées chacune par une cloison péricline et donnant ainsi une ébauche de nervure. Plus près de la base il y a, comme toujours, une simplification de la structure. Mais dans cette très jeune feuille l'épaisseur est maxima à la base (*fig.* 146).

L'asymétrie due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre se manifeste dans la région basilaire ; en effet, le côté gauche ne possède que deux cellules alors que le côté droit en a trois (*fig.* 146).

Feuille II.

Cette feuille à 60 micra de hauteur et a dû grandir également au moyen d'une initiale à deux pans, pour les mêmes raisons que la feuille n° 1. Ici c'est du côté droit qu'apparaît le premier noyau *i* (*fig.* 147). C'est probablement celui de l'initiale. Puis vient le noyau *n* (*fig.* 147). Tous deux sont séparés par une paroi peu nette. Le contour est presque circulaire à la mise

au point supérieure de la 1re coupe (*fig.* 147); tandis qu'à la mise au point inférieure on distingue déjà nettement un côté dorsal et un ventral (*fig.* 148) et l'on voit deux autres noyaux séparés par une paroi bien nette. Cet aplatissement dorso-ventral se manifestant dès l'extrême pointe, est un caractère de l'*Andreaea angustata* Lindberg qui la distingue de l'*Andreaea crassinervia* Bruch.

Dans cette feuille de 0mm,06, comme dans celle de 0mm,045, nous avons à la pointe une cellule bien vivante, mais le noyau de celle-ci ne se distingue nullement par sa taille et ses caractères des autres noyaux de la feuille.

Dans la 2e coupe (*fig.* 149 et 150) nous avons un aspect très différent suivant la mise au point. D'abord un stade en éventail typique (*fig.* 149) et plus bas (*fig.* 150) l'apparition d'une nervure qui s'est produite d'une façon assez irrégulière. Nous voyons ensuite la partie de la nervure ayant atteint son maximum de différenciation (*fig.* 151 à 153) avec les 4 cellules médianes; enfin la zone de base formée d'une seule couche cellulaire. Cette partie basilaire, qui forme un peu gaine, s'est beaucoup allongée par rapport au stade précédent représenté par la feuille n° 1 (comparez la figure 146 de la base de la feuille n° 1 à la figure 155 de la base de la feuille n° 2). Il y a dans la figure 155 quatre cellules de chaque côté de la cloison médiane, au lieu de deux d'un côté et de trois de l'autre dans la figure 146. La forme en croissant de la coupe dans cette zone basilaire s'est également fortement accentuée (comparez encore la figure 155 à la figure 146). On peut constater qu'ici, comme chez *Andreaea crassinervia* Bruch, la partie basilaire engainante ne se développe qu'en dernier lieu. Comparons en effet la feuille n° 2 et la feuille n° 1. La zone de pointe formée de 1 couche de cellules se rencontre dans la 1re coupe des 2 feuilles et à la mise au point supérieure de la seconde. Au contraire la zone la plus différenciée de la feuille, celle qui présente une nervure formée de 4 cellules (*fig.* 143, 144 pour la feuille n° 1 et *fig.* 151 à 153 pour la feuille n° 2) ne se voit qu'à la mise au point inférieure de la 2e coupe et à la mise au point supérieure de la 3e coupe pour la feuille n° 1, tandis qu'on l'aperçoit dans toute une coupe (*fig.* 151 et 152)

de la feuille n° 2, ainsi que dans la coupe suivante (*fig.* 153) à la mise au point supérieure. La zone formant gaine, située au-dessous de celle-ci, est sensiblement aussi longue dans les 2 feuilles. Elle s'est élargie seulement dans la feuille n° 2 en devenant plus engainante.

Feuille III.

Cette feuille a 1/10 de millimètre de hauteur. Elle apparaît, dans la 1re coupe où on l'aperçoit, comme une cellule de contour circulaire, mais on n'y voit pas de noyau ; ceci ne veut pas dire qu'il n'existe pas, car ce doit être le noyau *l* de la figure 157 : il se voit dans une cellule, flanquée à droite et à gauche de 2 autres cellules. En abaissant la mise au point dans cette 2e coupe on a successivement les aspects représentés par les figures 157 à 159. On se rend compte que cette feuille vue à plat devait présenter une pointe peu fine, car il y a une grande différence de largeur entre la figure 157 et la figure 159. Ce fait, joint à l'enfoncement en coin de la cellule initiale entre 2 autres cellules, montre, encore plus nettement que pour les feuilles précédentes, la croissance au moyen d'une initiale à 2 pans. Dans cette feuille, comme dans la précédente, ce n'est qu'au bas de la 2e coupe à partir de la pointe qu'apparaît la nervure. La zone de pointe s'est donc peu divisée et nous y observons toujours le stade en éventail. Dans cette seconde coupe les noyaux cellulaires dessinés dans les figures 158 et 159 ne sont pas apparus exactement en même temps, comme cela aurait eu lieu si les cellules les contenant avaient été exactement à la même hauteur, ce qui serait le cas si l'initiale de la feuille avait été à un seul pan.

Nous voyons dans cette figure 160 le côté droit avoir la prédominance sur le côté gauche, car c'est de ce côté qu'il y a le plus de cellules fondamentales et que la nervure apparaît. Dans la 3e coupe (*fig.* 161 et 162) il se produit un phénomène inverse : c'est le côté gauche qui est le plus grand à la mise au point supérieure. L'équilibre se rétablit à la mise au point inférieure. Dans la 4e coupe (*fig.* 163 et 164) c'est à nouveau le côté droit qui prédomine, car on voit à la mise au point supé-

rieur (*fig* 163) 2 cellules n_1 du côté droit, ne correspondant qu'à une cellule n du côté gauche. Dans la même coupe, à une mise au point inférieure (*fig.* 164), c'est le côté gauche qui prédomine, car la nervure comprend 6 cellules de ce côté et 4 seulement du côté droit (*fig.* 164). Dans la figure 163 la formation d'une 3e couche à la nervure s'est produite par la division d'une cellule ventrale, au lieu qu'en général c'est par la division d'une cellule dorsale (ainsi dans les figures 165 et 166) que se produit l'accroissement en épaisseur de la nervure foliaire. Ce processus ne se produit donc pas toujours d'une manière identique. Dans la 5e coupe (*fig.* 165 et 166) on voit tout d'abord (*fig.* 165) le côté gauche prédominant, car la nervure est formée de 7 cellules de ce côté alors qu'elle en possède 4 seulement de l'autre. La figure 166 montre un rapport inverse : 6 cellules à gauche contre 7 à droite. La 6e coupe (*fig.* 167 et 168) présente une asymétrie très nette, qui est certainement due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre, car elle se manifeste dans le contour externe : le côté droit étant long et mince tandis que le côté gauche est court et épais.

C'est dans la figure 168 que l'on constate une épaisseur de 4 cellules à la nervure (maximum pour cette feuille et pour les feuilles de cette espèce en général).

Nous remarquons par comparaison avec la feuille précédente (représentant le stade moins évolué), que la zone possédant une nervure s'est considérablement allongée. La zone de base engainante, au contraire, ne s'est guère étendue, car on ne la trouve que dans une coupe.

La figure 169 doit correspondre à la figure 154 et la figure 170 à la figure 155. En comparant ces dernières figures, on voit combien la feuille est devenue engainante à la base et que la nervure s'étend maintenant dans cette partie. Dans la figure 170, la nervure est toute entière du côté droit de la feuille.

La figure 171 montre en f_3 la base de la feuille au moment où elle est déjà soudéee à la tige. Cette base présente 2 couches cellulaires dans sa lame foliaire, fait qui se rencontre dans de nombreuses Mousses au moment de leur fusion avec la tige.

La figure 171, comme la figure 172 (extraite de la coupe immé-

diatement inférieure) montrent la base des diverses feuilles de 1 à 4 (f_1 à f_4 dans les figures 171 et 172) et même l'initiale *r* d'une jeune ramification (*fig.* 171).

Feuille IV.

Je me contenterai pour cette feuille de renvoyer aux figures 173 à 189 qui montrent l'aspect de coupes transversales depuis une région proche du sommet de la feuille (*fig.* 173) jusqu'à la base (*fig.* 189). Le maximum de couches cellulaires que l'on rencontre dans cette feuille est de 4. Alors que ce maximum est réalisé à droite dans les figures 180 et 181, il l'est à gauche dans les figures 183 à 185, marquant ainsi un changement de sens dans l'asymétrie foliaire.

Les coupes vers la pointe sont elliptiques (*fig.* 173 à 178), puis, vers la base, elles deviennent losangiques (*fig.* 182 et 186). Enfin il y a une partie à face ventrale plane et à face dorsale convexe où la gaine commence à se développer. Tout à la base on trouve la nervure très aplatie de la gaine (*fig.* 189) qui n'a que 2 couches cellulaires tandis que la lame foliaire est très développée.

Dans les feuilles plus âgées, que je ne décrirai pas, c'est cette gaine qui se développe le plus. On peut voir dans ma note (31) parue au bulletin du Muséum, des aspects de cette partie basilaire dans une feuille adulte.

L'*Andreaea angustata* Lindberg nous a donc montré comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch une existence éphémère de la cellule initiale et le déplacement du maximum de croissance de la pointe à la base de la feuille au cours du développement.

ÉTUDE DES BRYALES

Mnium undulatum (L.) Weis.

Je commencerai l'étude des Bryales par le *Mnium undulatum*[1] (L.) Weis.

Parmi toutes les Mousses de nos pays c'est cette espèce dont la feuille atteint de beaucoup la plus grande longueur. A l'état adulte, cet organe se présente sous la forme d'un ruban d'une largeur assez constante de 2 millimètres et dont la longueur varie généralement entre 10 et 15 millimètres. Les plus grandes dimensions sont atteintes ici, comme dans beaucoup de Mousses, par les feuilles du haut de la tige. Il va sans dire que certains échantillons peuvent posséder des feuilles beaucoup plus longues. Or j'ai pu constater que dans cette espèce, comme dans les autres Mousses, la cellule de pointe perd d'une manière très précoce les caractères cytologiques d'une initiale. C'est ainsi que dans un échantillon, dont j'ai reconstitué les feuilles embryonnaires au moyen de plastiline, j'ai constaté que les cellules terminales de feuilles d'une longueur comprise entre 3/10 et 4/10 de millimètre possédaient un contenu très vacuolaire. Les noyaux d'un faible volume et le peu de plasma qui restait autour fixaient si fortement et uniformément les matières colorantes que j'ai cru longtemps avoir affaire à des stades de dégénérescence nucléaire. C'est seulement lorsque

1. Mon matériel a été récolté le 2 juillet 1917 sur une pelouse du jardin botanique de l'Université de Berne (Suisse). Il a été mis de suite dans le fixateur de Flemming. J'ai coloré les préparations avec le mélange fuschine-vert d'iode, le bleu de méthyle et le congocorinthe.

j'eus constaté que les cellules terminales des feuilles, ayant une douzaine de millimètres de longueur, possédaient encore de la chlorophylle (ce qui rendait fort improbable une dégénérescence si précoce des noyaux), que je repris mes préparations et constatai effectivement l'existence de petits noyaux. D'ailleurs la cellule terminale s'allonge énormément et épaissit beaucoup ses parois après le stade de 4/10 de millimètre.

Je n'étudierai pas la croissance intercalaire qui amène la feuille du *Mnium undulatum* (L.) Weis à son état définitif, car ceci ne nous apprendrait que des détails d'un caractère purement spécifique. Or ce sont les grandes lignes du développement de la feuille des Mousses en général que je me suis proposé d'étudier dans ce travail.

La planche photographique II représente de I à XIII la série des feuilles, depuis la plus jeune, qui entourait le point végétatif d'une tige de *Mnium undulatum* (L.) Weis. Ces feuilles sont vues du côté ventral. Les modèles ayant été faits en plastiline, matière très malléable, peut-être un peu rétractile à la dessiccation, et maintes fois transportés et manipulés, ont pu être quelque peu déformés. La pointe de toute la feuille XII fait défaut car je n'ai pu en trouver les coupes dans ma préparation. Il est également probable que la feuille XIII et la feuille IX devaient posséder une pointe plus fine qu'elle n'est figurée. Les feuilles de cette espèce ont en effet, à l'état adulte, des pointes très fines, car la cellule terminale s'allonge énormément.

Malgré les nombreuses causes qui ont pu en modifier l'exactitude, ces modèles sont très utiles pour permettre de se rendre compte d'un coup d'œil des transformations amenant une feuille de Mousse, de l'état de petit monticule informe creusé seulement d'une menue cavité indiquant sa face ventrale (voir I, Planche photographique II), jusqu'à un stade (voir XIII, Planche photographique II) où l'on reconnaît parfaitement la feuille.

On remarquera tout d'abord que la nervure foliaire n'est pas le produit d'un épaississement tardif suivant la trace du plan de symétrie, comme on pourrait le croire. C'est au contraire la nervure qui semble apparaître tout d'abord

et la lame foliaire ne se développer que plus tard, naissant sous forme de petites ailes à la base de la nervure (voir spécialement VII, Planche photographique II). En réalité nervure et lame foliaire progressent simultanément, mais cette dernière garde un développement très réduit pendant les premiers stades de l'embryogenèse foliaire.

Pour bien faire voir l'épaisseur considérable prise par la nervure à des stades très primitifs, j'ai fait photographier les reconstitutions des feuilles VI, IX et XI de façon qu'on aperçoive leur coupe transversale au niveau où elles s'insèrent sur la tige (voir figures VI *bis,* IX *bis* et XI *bis*). La figure XI *bis,* qui représente une feuille déjà très reconnaissable, ne présente encore qu'une lame foliaire réduite. La feuille XIII montre déjà un peu la forme de la feuille adulte, car toute sa partie inférieure (située entre la base et la ligne *xx*) présente des bords sensiblement parallèles.

Pour comprendre le développement de la feuille, non plus dans sa forme extérieure, mais dans l'évolution de ses éléments anatomiques, je prie le lecteur de bien vouloir se reporter à ma figure 190. Cette coupe, qui passe par l'initiale d'une tige de *Mnium undulatum* (L.) Weis, coupée après avoir été inclue à la paraffine est entourée de ses feuilles. ce qui a l'avantage de montrer la manière dont celles-ci se recouvrent l'une l'autre et la valeur de leur angle d'écart. On remarquera l'aspect nettement triangulaire de la coupe de l'initiale I de la tige. Son noyau se distingue immédiatement de tous ceux de cette coupe par la grosseur de sa masse chromatique, fortement supérieure à celle du noyau de la dernière cellule détachée par lui, et ébauche d'un segment foliaire. La masse chromatique du noyau de l'initiale de la tige a une forme elliptique (grand axe 4^{μ}, petit axe 3^{μ}) ainsi que le noyau entier (grand axe 4^{μ}, petit axe 6^{μ}). F_2, F_3, F_4, F_5 et F_6 ne sont que les coupes transversales dans les très jeunes segments ou la partie basilaire, enfoncée dans la tige, des jeunes feuilles. Ce n'est qu'à partir de F_7 que nous avons des coupes dans des feuilles proprement dites et même F_8 n'est encore qu'une coupe dans la partie basiliaire d'une feuille. Les cloisons dans F_{11} sont plus ou moins déchirées. Je ne parlerai pas de cette

feuille. Dans toutes les autres coupes j'ai fait remplir de grisé les cellules eurycystes. J'ai renforcé les traits indiquant les cloisons que je considère comme les premières apparues dans la nervure (limitant les cellules fondamentales ou Grundzellen de Lorentz et les eurycystes). J'ai renforcé également les traits des cloisons périclines limitant dorsalement les groupes de sténocystes.

Je vais tout d'abord parler du développement des lames foliaires.

En examinant les coupes de celles-ci (*fig.* 190) on constate qu'il n'y a pas de zone de multiplication exclusive, mais que les cellules se divisent dans toute l'étendue de la lame foliaire. Il y a pourtant une prolifération plus active en 2 endroits, comme nous le verrons plus loin (J'ai déjà dit à propos des Andréales comment on reconnaît qu'une cellule vient de se diviser. J'ajouterai seulement ceci : il peut arriver que la cloison de séparation entre les 2 noyaux-filles ne soit pas encore complète, ainsi l'une des cloisons *c* dans la lame foliaire de droite de la feuille F_{14}.) On voit ici également d'une façon très nette que les très jeunes cloisons ne marquent pas leur insertion par un sillon sur la surface externe. Ainsi la jeune paroi *c*, qui sépare les 2 cellules *a* et *b* de la lame foliaire de droite de la feuille F_{18}, ne traduit son insertion sur les faces dorsale et ventrale de la lame foliaire par aucun sillon ; alors que la cloison *f*, qui sépare les 2 cellules *d* et *e*, produit un sillon *g* sur la face ventrale et un sillon *h* sur la face dorsale de la feuille. En effet toute cellule a tendance à prendre une forme sphérique (Les Allemands ont même inventé le terme de « Abrundungsbestreben » pour désigner ce fait très général.) On sait que tous les êtres unicellulaires ont une forme sensiblement sphérique et c'est uniquement par suite de l'association des cellules en tissus que la forme polygonale est apparue comme conséquence de la pression réciproque des cellules les unes sur les autres. Lors donc qu'une cellule présente une surface libre elle prend presque toujours une forme bombée vers l'extérieur (voir par exemple *d* et *e*).

Nous pouvons constater ici, comme nous l'avons déjà fait en examinant les reconstitutions en plastiline, que la lame foliaire

ne présente au début qu'un faible développement. C'est ainsi que dans F_{12} les cellules qui constituent les lames foliaires sont assez grandes et que l'on ne voit pas trace de division cellulaire récente, alors que dans F_{18} les jeunes cellules sont nombreuses. Dans F_{13} les cellules du milieu des lames foliaires se sont seules divisées récemment : à gauche 4 cellules viennent de se diviser donnant 8 jeunes cellules et à droite il y a 4 jeunes cellules. Dans la feuille F_{15} les divisions paraissent avoir été plus actives, non plus au milieu pour la lame foliaire de droite, mais de chaque côté de ce milieu marqué par la cellule *d* (dans F_{14}). On voit en effet trois jeunes cloisons *c*, à gauche de la cellule *d*, donnant 6 jeunes cellules, alors qu'il n'y a qu'une seule cloison *e* à droite de cette cellule *d*. La lame foliaire de gauche de cette feuille F_{14} montre un fait du même genre : la cellule *d'* ne s'est pas divisée, alors qu'il y a du côté de la nervure 2 jeunes cloisons *c'* et du côté de la marge une jeune cloison *e'*. Dans F_{15} la lame foliaire gauche présente le même fait. (Il y a de jeunes cloisons *c* et *e* de chaque côté des cellules centrales *d*.) Du côté droit il n'y a eu de multiplication que contre la nervure (voir les deux jeunes cloisons *c'*). Dans la feuille F_{16} on ne voit guère de jeunes cloisons que tout contre la marge de la lame foliaire de droite. Dans F_{17} c'est encore vers la marge et la nervure que se trouvent les divisions récentes (voir *c*, *e*, *c'*, *e'* dans F_{17}). Il en est de même pour F_{18} (voir les cloisons *e'*, *d'*, *e* et *i*).

Nous constatons donc, en résumé, que la lame foliaire s'accroît principalement par division des cellules situées tout contre la nervure et tout près de la marge.

Les bords de la feuille se différencient d'une façon précoce en marge foliaire. Les cellules qui formeront cette marge se remarquent dès les très jeunes stades par leurs grandes dimensions (voir par exemple *m* dans F_{10}). Leur noyau cellulaire prend un accroissement en rapport avec la dimension de la cellule, mais la masse chromatique reste petite, ce qui indique la cessation de toute cinèse. Bientôt le contenu de ces cellules marginales devient extrêmement vacuolaire et leurs noyaux fixent presque uniformément les matières colorantes ainsi que le plasma avoisinant ; ce qui m'a fait croire longtemps, comme

pour la cellule initiale, à des formes de dégénérescence du noyau. Ces cellules, à l'état adulte, ont encore en général leur contenu chlorophyllien et certaines d'entre elles s'allongent en dents, ce qui montre qu'elles ne sont pas mortes. Mais elles ne se divisent plus et s'agrandissent démesurément pour suivre l'accroissement des cellules du reste du limbe. Les cellules de marge arrivent ainsi à être une dizaine de fois plus longues que les cellules du parenchyme foliaire avoisinant et leurs parois longitudinales atteignent à la fin 2 fois l'épaisseur de celles des cellules à peu près isodiamétriques du reste de la lame foliaire.

La marge est formée de 4 à 5 rangées de cellules. Celles-ci, comme on le voit par la figure 190, sont bien plus épaisses que le reste de la lame foliaire et forment un bourrelet saillant.

L'asymétrie foliaire due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre se constate assez bien dans la lame foliaire de cette espèce, alors que pour la nervure elle est presque insensible (voir *fig.* 190). C'est la partie droite de la lame foliaire qui a généralement la plus grande longueur et le plus grand nombre de cellules: ainsi dans la feuille F_{18} il y a 26 cellules à droite contre 23 à gauche. Pourtant de ce dernier côté les cloisons *d'* toutes récentes tendaient à rétablir l'équilibre. Dans la feuille F_{17} il y a 23 cellules à droite contre 19 à gauche, dans F_{16} il y en a 18 à droite contre 14 à gauche, dans F_{12} 7 à droite contre 6 à gauche et dans toutes ces feuilles le côté droit est plus long que le gauche. Mais dans certains cas, comme dans la feuille F_{14}, il y a à peu près égalité. Quelquefois c'est le côté gauche qui est nettement le plus grand et qui compte le plus grand nombre de cellules: ainsi F_{15} a 15 cellules à gauche contre 12 à droite et le côté gauche est un peu plus long. La feuille F_{13} est encore plus nette en ce sens, car son côté gauche possède 12 cellules alors qu'à droite il n'y en a que 7. Nous voyons que la feuille F_{10} libère son côté droit le premier tandis que pour la feuille F_9 c'est le côté gauche qui adhère à la tige en dernier lieu. Ces perturbations dans le recouvrement des feuilles l'une par l'autre sont peut-être dues à la sortie du rameau latéral R dans la base de la feuille F_8. En résumé, nous constatons donc que c'est le côté

droit de la lame foliaire qui est généralement le plus développé.

Pour faire comprendre le développement de la nervure j'aurai recours à un certain nombre de schémas. La figure 191 est le schéma du premier stade de développement tel qu'on le rencontre chez toutes les Mousses : c'est le stade en éventail. J'ai indiqué par des traits renforcés la cloison médiane de la feuille et les cloisons qui limitent la nervure à droite et à gauche. Je suppose que celle-ci est formée de 8 cellules fondamentales : 4 à droite et 4 à gauche. Je les ai indiquées sur mon schéma (*fig.* 191) par des chiffres romains. La nervure ira en s'épaississant de plus en plus et sa coupe, qui avait l'aspect d'un croissant (*fig.* 191), ressemblera ensuite à une lentille plan convexe (*fig.* 192) et finalement à une lentille biconvexe. Les premières cloisons qui apparaissent après le stade en éventail sont périclines. Elles divisent chacune des cellules fondamentales en une moitié dorsale et une ventrale. Ce processus débute naturellement à l'endroit le plus épais de la nervure, c'est-à-dire dans les cellules fondamentales I. Il se produit à peu près symétriquement. Dans mon 2e schéma (*fig.* 192) je représente 4 cellules fondamentales ainsi divisées. Les parties ventrales et dorsales délimitées de la sorte se divisent bientôt à leur tour chacune en deux par une cloison péricline. La figure 193 indique ces 3 séries de cloisons périclines dans les cellules fondamentales I et II. J'ai marqué la première série de cloisons périclines dans toute la nervure. J'ai indiqué par du grisé les 2 cellules-mères qui donneront naissance ultérieurement par leurs divisions au groupe des sténocystes. On voit que ces 2 cellules-mères sont des cellules dorsales dont l'origine est très précoce, puisqu'elles proviennent de la 1re division de la partie dorsale des 2 cellules fondamentales médianes. Les eurycystes apparaissent vers la même époque du côté ventral. Dans les 3 ou 4 cellules fondamentales de chaque côté du plan médian ces eurycystes se dédoublent en général par une cloison péricline et donnent ainsi 2 couches d'eurycystes. Toutes les cellules situées ventralement par rapport aux eurycystes sont l'origine des cellules ventrales et toutes celles qui sont situées dorsalement par rapport à elles sont des cellules dorsales. La première cloison

qui apparaît ensuite dans les cellules dorsales, dans les ventrales, comme dans les eurycystes et les sténocystes est en général une cloison péricline. J'ai indiqué par des lignes en pointillé quelques-unes de ces cloisons. Il se produit ensuite dans chacune, sauf dans les eurycystes, des cloisons anticlines. Les cellules ainsi délimitées se divisent encore quelquefois par des cloisons périclines. Les cellules marquées A dans mon schéma 3 (*fig.* 193) et qui sont les homologues des cellules-mères de sténocystes restent longtemps indivises. Le développement que je viens de décrire s'applique aux cellules fondamentales situées vers le centre de la nervure. Celles qui se trouvent au contraire près du point d'attache des lames foliaires présentent un développement bien moins complet, d'un type aberrant et variable.

Je prie maintenant le lecteur de se reporter à la figure 190 où il verra des coupes réelles de nervures dans lesquelles j'ai marqué d'un trait renforcé les cloisons que je crois correspondre aux limites des cellules fondamentales. J'ai indiqué également par un trait de force les limites des massifs d'eurycystes et de sténocystes. Les eurycystes sont marqués en grisé. J'ai indiqué les noyaux cellulaires, ce qui donnera une idée de leurs dimensions par rapport à celles des cellules qui les contiennent. Dans les marges des feuilles j'ai figuré souvent les noyaux tels que je les voyais, c'est-à-dire par une simple granulation. En réalité on pourrait y retrouver une structure normale mais, comme je l'ai déjà dit, ces noyaux et le plasma qui les entoure directement fixent à peu près uniformément la matière colorante et on ne distingue que difficilement leur structure.

On sera certainement frappé de n'apercevoir qu'une seule division cellulaire (voir feuille F_{10}) et encore à un stade très avancé, alors qu'il y a un nombre considérable de cellules figurées. Ceci paraîtra d'autant plus singulier que la coupe est pratiquée dans la région basilaire de très jeunes feuilles, ce qui est le lieu de leurs plus actives divisions. Ceci doit être dû à l'époque et surtout à l'heure de la fixation. Les Mousses atteignent en effet leur maximum de vie végétative dans les saisons humides : en automne et surtout au premier printemps. Or, c'est le 2 juillet,

dans la matinée, que mon matériel a été fixé. Il est probable que les divisions cellulaires se produisent la nuit ou très tôt le matin, car les seules que j'ai pu observer touchaient à leur fin.

On voit comme toujours autour des points végétatifs des poils muqueux entre les très jeunes feuilles (voir P, *fig.* 190). Mais ceux-ci dégénèrent bientôt (voir L, *fig.* 190).

Je vais montrer maintenant la justesse de ma description schématique du développement en étudiant des coupes de feuilles d'âges très différents.

La feuille F_7 présente un développement très aberrant, car ici l'eurycyste de gauche semble bien avoir une origine dorsale et les 2 cellules situées dorsalement par rapport aux eurycystes se sont divisées tout d'abord par une cloison anticline au lieu d'une péricline, comme dans le cas ordinaire. La feuille F_9 au contraire présente un développement typique. On voit 4 eurycystes. Les 2 cellules-mères primordiales des sténocystes se sont divisées chacune par une cloison péricline. Enfin, parmi les cellules dérivant de la 1re cellule fondamentale de droite, la cellule située ventralement par rapport à l'eurycyste s'est divisée en deux par une cloison péricline, formant ainsi l'ébauche d'une 2e couche de cellules ventrales. La cellule interne est une cellule intercalaire ventrale *i*. Il n'y a ici qu'une irrégularité : c'est que la cloison anticline qui limite à droite le 2e eurycyste de droite ne se continue pas jusqu'à la face ventrale. Dans la coupe de la feuille F_{10} nous trouvons une complication anatomique beaucoup plus grande : 3 eurycystes se sont dédoublés par une cloison péricline. En ce qui concerne les sténocystes, nous constatons l'apparition d'une 1re cloison anticline, qui vient subdiviser la plus dorsale des 2 cellules provenant de la division, au moyen d'une cloison péricline, de la cellule-mère primordiale de droite du groupe de sténocystes. La première cloison qui se forme dans chaque cellule située dorsalement par rapport à un eurycyste est péricline, comme je l'ai décrit dans mes schémas. La cellule dorsale primitive provenant de la cellule fondamentale II de droite a même donné 4 cellules, car après la cloison péricline qui l'a d'abord divisée il est apparu dans chaque cellule-fille ainsi

formée une cloison anticline. Dans les cellules ventrales il s'est produit d'abord des cloisons anticlines, ce qui n'est pas le cas le plus fréquent. Enfin je signalerai dans cette feuille F_{10} la présence d'une division cellulaire parvenue au dernier stade de sa télophase : les noyaux-filles sont déjà reconstitués, mais le fuseau achromatique se voit encore nettement et la nouvelle membrane cellulaire n'existe encore que sous forme de dermatosomes dans le fuseau. Les 2 cellules qui proviendront de cette division seront : l'une un eurycyste et l'autre une cellule ventrale. Nous voyons donc ici nettement que les eurycystes ont une origine ventrale.

Je ne continuerai pas à décrire ainsi toutes les coupes de feuilles, car nous ne trouverions que des détails sans intérêt général. Je me contenterai de faire remarquer (ce qui a déjà été signalé dans mes schémas) qu'à des stades très avancés, comme celui représenté en F_{16}, les cellules homologues des cellules-mères primordiales des eurycystes ne se sont pas encore divisées dans plusieurs cas (voir les cellules A dans F_{16} qui sont homologues des cellules A de mon schéma, *fig.* 193). D'un côté de la feuille, le développement des tissus peut être assez en retard : ainsi dans F_{17} le groupe de sténocystes ne comprend que 5 cellules à droite contre 15 cellules à gauche du plan de symétrie. Pour les cellules dorsales il en est de même : c'est ainsi qu'il y a 6 cellules dorsales provenant de la cellule primordiale I de droite, contre 9 provenant de la cellule primordiale de même rang à gauche.

Pour compléter ma description je prie le lecteur de regarder la figure 194. Elle représente une coupe faite dans la tige dont l'initiale occupe le centre de la figure 193, mais elle a été pratiquée 60 micra plus bas. Cette figure permet de se rendre compte de la structure de la jeune tige, dont on voit nettement le cylindre central, et surtout de la manière dont les feuilles se recouvrent l'une l'autre et se soudent à la tige. C'est ainsi que la feuille F_{12} fait déjà complètement partie de la tige et n'est plus reconnaissable qu'à son faisceau de 6 sténocystes ; ceux-ci sont passés au grisé, ainsi que les sténocystes de la feuille F_{14}, qui est moins soudée à la tige et dont on reconnaît encore assez bien les eurycystes ainsi

que le bord de la lame foliaire gauche B. On constate ici le fait général : qu'à la base de toutes les feuilles les éléments cellulaires sont bien plus grands et les parois anticlines plus nettement perpendiculaires à la surface extérieure du côté ventral que du côté dorsal (Remarquez surtout les feuilles F_{17} et F_{18}). On voit d'ailleurs souvent vers la base des feuilles des couches de cellules ventrales très régulièrement disposées. Cette structure est probablement due à l'effet de la pression de la feuille contre la tige.

On remarque encore dans cette figure 194 la sortie de la tige de rameaux latéraux qui ne naissent pas, comme chez les Phanérogames, à l'aisselle des feuilles, mais en dessous de celles-ci (d'après les travaux de Leitgeb). C'est ainsi que le rameau R, situé à l'insertion sur la tige de la feuille F_{16} (*fig.* 194), n'appartient pas au même segment que celle-ci, mais à celui d'une feuille située au-dessus de cette coupe. Les noyaux cellulaires que l'on aperçoit sur cette coupe marqués par une simple tache noire ne sont pas forcément des noyaux dégénérés, mais des noyaux chez lesquels la masse chromatique se colore de même que le caryoplasme.

Je crois être le premier à avoir étudié le développement de la feuille de ce *Mnium* Dill. Au point de vue anatomique, Lorentz (11) (pages 427 et 428) considère qu'il y a 2 couches d'eurycystes. Il indique que la marge foliaire est formée d'une couche de cellules épaissies. L'abbé Morin dans sa thèse figure au contraire une coupe de marge de cette plante où l'on voit jusqu'à 4 couches cellulaires (voir planche 17, figure 9 de sa thèse). Il doit y avoir confusion avec l'*Atrichum undulatum* P. Beauv.. Cet auteur signale aussi les 2 couches d'eurycystes. Il cite l'épithète de « pulchrae gentis pulcherrimum » appliquée à cette mousse et dit qu'elle le mérite bien au point de vue anatomique.

Étude du *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig.

Le développement de la feuille du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. a été étudié par Nägeli en 1855 [voir (7) pages 84 et 85]. Selon cet auteur la feuille se développerait,

comme celle des autres Mousses, par des divisions de la cellule initiale et des cellules marginales. Les cellules internes continueraient à se diviser et ce seraient d'abord les cellules de la base qui cesseraient leur multiplication et s'allongeraient en transformant leur contenu et leurs parois. La formation des cellules progresserait alors de la base à la pointe et de la ligne médiane vers les deux bords. La croissance en épaisseur dans la nervure médiane et les marges (ce qu'il appelle les nervures marginales) se produirait de bonne heure : elle commencerait à la base et se continuerait vers le haut, de telle sorte que les nervures seraient formées déjà de nombreuses couches à la base alors que vers la pointe elles n'en posséderaient qu'une seule. D'après cette description il semble qu'il considère la nervure et les marges comme des épaississements de la lame foliaire, qui en est d'abord dépourvue. En réalité, comme dans toutes les Mousses, le développement est simultané et la nervure apparaît dans des stades très jeunes. D'après Nägeli la croissance en épaisseur de la nervure serait terminée, dans chaque région de la feuille, avant celle de la lame foliaire. Il reconnaît néanmoins que la formation des cellules s'éteint plus tôt dans l'extrême pointe et les marges que dans les portions du parenchyme foliaire situées dans le voisinage. Les dernières cellules qui se diviseraient, selon lui, seraient les 3 ou 4 cellules du parenchyme situées à droite et à gauche, à l'intérieur de la marge, tout contre la pointe. Il base cette description sur des mesures : dans une feuille ayant $1^{mm},6$ de longueur et $0^{mm},8$ de largeur les cellules de parenchyme de la base auraient une grandeur moyenne de 45 micromillimètres et des parois d'une épaisseur de 1,3 micromillimètre. Le contenu et la forme des cellules seraient déjà les mêmes que dans la feuille développée et l'on verrait entre elles de petits espaces intercellulaires. Ceci prouverait que la croissance serait depuis longtemps achevée en cet endroit. Les cellules situées à la pointe auraient au contraire une forme losangique, elles seraient placées suivant des rangées se croisant et présenteraient un contenu différencié et des parois d'une épaisseur si faible qu'on ne pourrait la mesurer. Elles seraient encore en état de division et leur diamètre,

peu constant, aurait de 10 à 14 micromillimètres. Dans une feuille de 2mm,3 de longueur et de 1mm,1 de largeur les cellules du parenchyme de la base auraient 60 micromillimètres de longueur et des parois de 1,8 micromillimètre d'épaisseur, tandis que les cellules du sommet auraient 18 micromillimètres, une forme losangique, des parois très minces sans espaces intercellulaires ; quelques-unes seulement, parmi les plus externes, se diviseraient encore. Une feuille de 3mm,4 de longueur et de 1mm,8 de largeur posséderait à la base des cellules complètement développées de 70 micromillimètres de longueur avec des parois de 4,5 micromillimètres d'épaisseur ; les cellules du sommet auraient 27 micromillimètres de grandeur et 0,9 micromillimètres d'épaisseur de parois, une forme polyédrique et pas d'espaces intercellulaires nets. La formation des cellules y serait achevée, mais dans 3 ou 4 cellules tout près du sommet on aurait encore reconnu la formation récente d'une cloison. Enfin dans une feuille développée, de 4 millimètres de longueur et de 2mm,3 de largeur, les cellules de la base auraient 70 micromillimètres de long, leurs parois 5,4 micromillimètres d'épaisseur ; les cellules du sommet 40 micromillimètres et leurs parois 3 micromillimètres d'épaisseur.

Nägeli, comme nous l'avons vu, était le défenseur systématique de la théorie selon laquelle une feuille de Mousse pousserait uniquement par sa pointe. Or il se trouve que le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. lui donne justement raison en partie. Ceci est dû à la forme toute particulière qu'affecte la feuille de cette plante. La grande majorité des Mousses possède en effet des feuilles terminées par une pointe fine qui se différencie rapidement, épaissit ses parois cellulaires et se dessèche, tandis que la base foliaire, protégée par les bases des autres feuilles, continue souvent son développement pendant longtemps. Le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. au contraire possède des feuilles arrondies (*fig.* 195). Il n'y a que quelques espèces voisines telles que le *Mnium subglobosum* Br. Eur. et le *Mnium affine* Bland. qui aient des feuilles de cette forme, ainsi que quelques espèces arctiques de *Bryum* Dill. et des *Hygrohypnum* Lindb.. Pour réaliser une semblable

forme on comprend qu'une croissance intercalaire intense soit nécessaire.

Lorsqu'on regarde une feuille adulte on ne voit pas, comme dans les autres Mousses, la pointe de la feuille formée par une cellule qui fut jadis l'initiale. Ici la fine pointe qui se dresse sur le contour arrondi de la feuille est formée par la juxtaposition de 4 cellules (voir *fig.* 195). La figure 195 représente une feuille de $3^{mm},6$ de longueur et de $2^{mm},5$ de largeur. Cette feuille était adulte. Dans les montagnes on rencontre souvent dans les ruisseaux une forme appelée « elatum » par Schimper, dont les feuilles sont énormes et dépassent bien ces dimensions.

Si l'on examine des feuilles beaucoup plus jeunes, telle que celle dont la figure 197 représente la pointe, on ne voit pas non plus de cellule initiale. Et pourtant cette feuille qui n'a que $0^{mm},46$ de longueur et $0^{mm},28$ de largeur est bien loin d'avoir atteint sa différenciation définitive, car les cellules de marge (*fig.* 197) ont une forme losangique et leur longueur de 15 micra est sensiblement égale à leur largeur; tandis que dans la feuille adulte (*fig.* 195) une cellule de marge a une longueur voisine de 200 micra et une largeur 10 fois moindre. Une feuille de $0^{mm},8$ de long ne m'a pas montré non plus trace d'initiale. J'ai enfin trouvé une cellule initiale sous forme d'un triangle équilatéral de 8 micra de côté dans une feuille de 1/40 de millimètre de longueur, dont la figure 196 montre la pointe.

Le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. possède donc bien au début une initiale à 2 pans de forme normale, mais qui disparaît de très bonne heure pour faire place à une croissance intercalaire. Contrairement à l'opinion de Nägeli, cet exemple est donc excellent pour montrer la disparition précoce de la croissance au moyen d'une initiale, puisque celle-ci perd non seulement son activité fonctionnelle de très bonne heure, mais même sa forme d'initiale.

On connaît un certain nombre de cas où l'initiale à 2 pans n'existe pas ou disparaît d'une façon précoce chez les Mousses et c'est toujours dans des feuilles arrondies comme celle du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. ou en forme de bande.

C'est ainsi que d'après Goebel (32) les minuscules feuilles

en forme de disque et dépourvues de chlorophylle du *Buxbaumia* Haller ne présenteraient jamais d'initiale.

On trouve la description d'un certain nombre d'autres cas dans le travail de Jongmans (33) sur les Mousses productrices de propagules. Pour les feuilles protonématiques de l'*Œdipodium Griffithianum* (Dicks.) Schwägr. l'initiale à 2 pans disparaît, en se segmentant irrégulièrement, d'une façon plus ou moins précoce. Cette transformation se produit plus tôt chez les exemplaires poussant vigoureusement. Il lui succède une croissance marginale, comme chez les Fougères. Les feuilles protonématiques seraient en forme de bandes. Les premières feuilles des jeunes bourgeons de l'*Œdipodium* Schwägr. perdraient également de très bonne heure leur croissance apicale. Dans les feuilles ordinaires, l'initiale disparaîtrait aussi bientôt par divisions irrégulières et l'on n'aurait plus ensuite qu'une croissance marginale.

Parmi les Splachnacées l'*Œdipodium* Schwägr. ne serait pas seul à présenter un semblable cas. C'est ainsi que chez le *Tayloria Dubyi* (Duby) Brotherus, de la Patagonie, les feuilles pousseraient assez longtemps au moyen d'une initiale ; mais celle-ci se diviserait à un certain moment d'une façon irrégulière et une croissance uniquement marginale lui succéderait. La figure 6 de la page 79 de ce travail montre la pointe d'une feuille de cette espèce où il n'y a plus trace d'initiale.

Chez le *Splachnobryum aquaticum* C. M., forme aquatique du pays des Somalis (page 80 et figure 7 de son travail), la croissance apicale disparaît dès le très jeune âge.

Dans les feuilles protonématiques d'*Œdipodium* Schwägr. provenant de propagules, la cellule initiale cesserait également très tôt de fonctionner en se cloisonnant irrégulièrement. Jongmans décrit et figure (*loc. cit.*, pages 131 et 132) le développement des feuilles involucrales des propagules du *Georgia pellucida* (L.) Rabenh.. Elles ne présenteraient d'initiale qu'à des stades très jeunes du développement. Leur initiale à 2 pans disparaîtrait par la production d'une cloison perpendiculaire au sens de la longueur de la feuille. Puis une cloison longitudinale se produirait dans la cellule supérieure et une transversale dans la cellule inférieure. A l'état adulte, ces

feuilles sont en forme de cœur et la place qu'occupait l'initiale se trouve au fond d'une dépression du contour externe.

Les feuilles protonématiques du *Georgia* Ehrh. pousseraient d'abord par une initiale à un pan, puis par une initiale à 2 pans qui cesserait de fonctionner plus ou moins tôt alors que la croissance marginale persisterait.

On voit donc, par tous ces exemples, que le cas du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. n'est pas isolé.

Ce qui frappe tout d'abord, dans la description du développement de la feuille du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. faite par Nägeli, c'est que la plus jeune feuille dont il donne les mesures ait $1^{mm},6$ de longueur. C'était par conséquent une feuille ayant déjà atteint un développement très notable. Nägeli ne semble donc pas s'être occupé des premiers stades, qui sont de beaucoup les plus intéressants dans une embryogenèse quelconque, car c'est là que l'on reconnaît les grandes lignes du développement d'un groupe, alors que les stades ultérieurs montrent simplement des particularités propres à une espèce. J'ai étudié, comme je l'ai déjà dit plus haut, des stades beaucoup plus jeunes. La feuille la plus petite que j'ai observée avait 1/40 de millimètre de longueur et 1/50 de largeur. Sa forme était ovale et rappelait déjà beaucoup celle d'une feuille adulte. La figure 196, qui représente la pointe de cette feuille munie d'une cellule initiale équilatérale de 8 micra de côté, montre bien le début de l'évolution des segments. J'ai indiqué ceux-ci par des chiffres romains et marqué leurs contours par un trait renforcé.

La première cloison que nous voyons apparaître dans un segment détaché par l'initiale est une cloison péricline *p* (dans le segment II, *fig.* 196). Le segment III possède 2 cloisons péricline. La plus nouvellement formée doit être la plus externe. Le segment IV nous montre l'apparition d'une nouvelle cloison péricline, qui vient diviser la cellule correspondant à la plus interne des cellules des segments précédents. Il est apparu 2 cloisons anticlines *a* dans les 2 cellules externes. Nous voyons donc que les cloisons anticlines, comme les péricline, apparaissent en premier lieu sur le bord de la feuille et progressent vers le centre. Mais bientôt les cellules

situées sur la ligne médiane de la feuille ralentissent leurs divisions et s'allongent seulement pour suivre l'accroissement des cellules plus périphériques. Elles donneront la nervure dont la cellule *n* du segment VI forme une première ébauche. Cette jeune feuille ne présente donc, en fait de différenciation qu'un début de nervure. Dans une feuille de $0^{mm},18$ de longueur et de $0^{mm},11$ de largeur on ne distinguait déjà plus du tout l'initiale de la feuille. Tout le pourtour de celle-ci était formé de cellules beaucoup plus grandes que les cellules internes et dont les parois anticlines étaient encore bien perpendiculaires au contour externe. Leurs dimensions étaient de 14 micra dans la direction perpendiculaire au contour de la feuille et de 7 à 17 micra dans l'autre direction, alors que les cellules immédiatement sous-jacentes, de forme carrée ou un peu rectangulaire, n'avaient guère plus de 7 micra de côté. La marge foliaire et l'initiale qui se confond avec elle, ne jouent donc certainement plus de rôle dans la croissance de la feuille dès ce très jeune stade. Je signalerai également que la base de la feuille s'est légèrement effilée.

Ce fait se constate encore mieux au stade suivant, dans une feuille de $0^{mm},46$ de longueur et de $0^{mm},28$ de largeur, dont la figure 197 représente la pointe. Ici les cellules de la marge n'ont plus leurs parois anticlines exactement perpendiculaires au contour externe, mais elles s'éloignent de plus en plus de cette position à mesure que la distance qui les sépare du sommet de la feuille augmente. On reconnaît nettement la nature méristématique du tissu sous-jacent aux nombreux cloisonnements récents tels que *c* (*fig.* 197). Toutes les parois cellulaires n'ont encore qu'une épaisseur voisine du micron. Les cellules de marge ont environ 15 micra de côté et celles de l'intérieur 7 micra. On voit donc que leurs dimensions ont sensiblement augmenté depuis le stade précédent, surtout en ce qui concerne la largeur des cellules marginales qui, au lieu de former palissade le long du bord de la feuille, (leur plus grande dimension étant perpendiculaire au contour externe) sont maintenant sensiblement équilatérales, plus régulières et de forme losangique. Les cellules qui composent la nervure

ont une dizaine de micra de largeur et une longueur 4 fois plus grande.

Dans une feuille de 1^{mm},6 de long les cellules du parenchyme avaient à peu près : vers la pointe 27 μ de long sur 18 de large, au milieu près de la nervure 46 μ de long sur 18 μ de large, enfin à la base jusqu'à 50 μ de long et 30 μ de large.

Dans une feuille de plus de 2 millimètres de long et de 1^{mm},25 environ de large, les parois des cellules marginales n'avaient encore guère qu'un micron d'épaisseur, mais ces cellules étaient déjà nettement allongées parallèlement au bord de la feuille (4 fois plus longues que larges). J'ai constaté aussi d'une façon très nette, dans cette feuille, que le parenchyme de la pointe foliaire était formé de petites cellules, ainsi que le parenchyme situé le long des nervures. Je pense donc, comme Nägeli, que les dernières cellules formées sont en effet situées vers la pointe de la feuille. Les cellules de la base étaient au contraire déjà grandes et avaient dû cesser leurs divisions depuis longtemps.

La figure 195 montre une feuille encore plus âgée ayant 3^{mm},6 de long et 2^{mm},5 de large. On se rend très bien compte que le centre et la base de cette feuille, ainsi que les marges, ont cessé depuis longtemps leurs divisions. Je vais indiquer quelques mesures de cellules et de membranes pour une feuille de 5^{mm},5 de long et de 4 millimètres de large. Juste au dessous de la pointe, là où Nägeli décrit les dernières divisions cellulaires, j'ai remarqué les plus petites cellules. J'en ai mesuré une de 11 μ sur 14 μ ; une autre avait 37 μ sur 18. Leur forme est souvent pentagonale. Vers le milieu de la feuille. près de la nervure, les cellules atteignent leurs dimensions maxima. Elles sont régulièrement pentagonales ayant 111 μ soit plus de 1/10 de millimètre de longueur, et moitié moins de largeur. Ce sont ces énormes cellules qui firent donner à ce *Mnium* le nom de *punctatum* (L. Schreb.) Hedw. par les anciens auteurs, car ceux-ci, qui ne se servaient guère que de la loupe, apercevaient ces cellules sous forme de petits points. Vers la base de la feuille les cellules à contour plutôt rectangulaire ont en moyenne 83 μ de long sur 46 μ de large.

L'épaisseur des parois cellulaires est encore un très bon

caractère pouvant servir à fixer l'âge des cellules. Les petites cellules du parenchyme, sous la pointe, présentent des parois d'une épaisseur voisine du micron ; ce qui montre leur jeune âge. Les cellules des marges possédent au contraire vers l'extrême pointe jusqu'à 6 μ d'épaisseur, alors que vers la base de la feuille elles n'ont pas plus de 4^{μ},5.

On a donc, pour la marge, un phénomène inverse de celui que présente le parenchyme : c'est vers la pointe que les cellules de marge sont les plus différenciées, ce qui montre bien que c'est là qu'elles ont perdu le plus tôt leur faculté reproductrice. Les grandes cellules du milieu de la feuille ont des parois de 4^{μ},5, ce qui est également l'épaisseur des parois cellulaires de l'un des côtés de la base, tandis que de l'autre elle atteint seulement 3 μ.

J'ai examiné et dessiné de nombreuses coupes transversales faites au microtome, d'abord dans une feuille âgée, puis dans 6 jeunes feuilles qui se trouvaient autour d'archégones. La figure 198 représente une coupe dans la nervure d'une feuille âgée. On est frappé de suite par la grande dimension du faisceau de sténocystes, le grand nombre de ces éléments (une trentaine), la grande dimension des lumens de la couche dorsale d'eurycystes, l'épaisseur des parois cellulaires.

Les figures 199 et 200 sont des coupes : l'une (*fig.* 200) vers la base et l'autre (*fig.* 199) faite beaucoup plus haut, dans la plus âgée des 6 feuilles que j'ai étudié. Cette feuille est encore assez jeune, car les parois cellulaires sont peu épaissies, sauf à la base (*fig.* 200). J'ai pu confirmer ainsi en partie les opinions de Nägeli par mes coupes transversales. Je signalerai également que les épaississements collenchymateux apparaissent aux angles des sténocystes d'abord à la base de la feuille. L'épaississement des parois cellulaires progresse de la périphérie vers le centre. C'est ainsi que, dans la figure 199, il n'y a que les parois externes et celles de quelques cellules dorsales qui présentent des épaississements ; tandis que, dans la figure 200 ces épaississements ont gagné toute la nervure, à l'exception des sténocystes et des parois anticlines des cellules qui les entourent. On remarquera enfin les renforcements très caractéristiques que l'on trouve dans

cette espèce au point d'insertion des cloisons cellulaires du parenchyme foliaire sur les surfaces externes (voir *e, fig.* 199).

En examinant les très nombreux dessins (au nombre de 126) des coupes de 6 jeunes feuilles périchétiales dont j'ai parlé plus haut, j'ai pu tirer quelques règles générales de développement que j'exposerai au moyen de schémas (*fig.* 201 et 202) comme pour le *Mnium undulatum* (L.) Weis. Je ne prétends pas que ces schémas de développement coïncident toujours avec la réalité, car on observe de nombreuses exceptions.

La nervure proprement dite est ici généralement formée de 2 cellules fondamentales seulement. J'ai épaissi fortement leurs parois anticlines dans ma figure 201, ainsi que la première cloison péricline qui sépare chacune de celles-ci en une cellule ventrale et une dorsale. La nervure primitive est donc formée de 4 cellules : 2 dorsales et 2 ventrales. Les 2 cellules dorsales se divisent chacune par une cloison anticline. Des 4 cellules ainsi formées, les 2 cellules situées de chaque côté du plan de symétrie se divisent par une cloison péricline, isolant ainsi 2 cellules E (*fig.* 201) qui seront les cellules-mères primordiales des sténocystes. Ces cellules-mères de sténocystes se divisent d'abord chacune par une cloison péricline, indiquée en pointillé dans la figure 202, donnant ainsi 4 cellules E (*fig.* 202). Souvent apparaissent encore 2 autres cloisons péricIines amenant la formation de 6 cellules E (3 de chaque côté du plan de symétrie) avant qu'il n'apparaisse des cloisons anticlines dans ce faisceau d'eurycystes. Les cellules marquées par *A* dans la figure 202, et qui sont homologues des cellules-mères primordiales des sténocystes, restent souvent indivises ou se divisent peu (voir cellules A dans la figure 198). Les cellules dorsales indifférenciées se divisent en général, d'abord par des cloisons péricIines, auxquelles succèdent encore quelques anticlines, derrière le faisceau de sténocystes. Il n'y a guère plus de 3 couches de cellules dorsales à l'état adulte (voir figures 198, 199 et 200).

Passons au cloisonnement de la partie ventrale : la première division se fait au moyen de cloisons péricIines, qui isolent ainsi dorsalement 2 cellules mères d'eurycystes D (*fig.* 201). Les cellules ventrales se divisent d'abord chacune

par une cloison anticline donnant 4 cellules V (*fig.* 201). Puis apparaissent des cloisons périclines, marquées en pointillé dans la figure 202, ce qui porte à 2 le nombre des couches de cellules ventrales ; ce chiffre est rarement dépassé.

Les eurycystes se dédoublent d'abord chacun par une cloison anticline et les 4 cellules ainsi formées se divisent à leur tour par une cloison péricline donnant 2 couches d'enrycystes : 4 grands D et 4 petits *d* placés ventralement par rapport aux premiers. Lorentz prétend que l'on peut reconnaître le nombre de cellules fondamentales dont une nervure est formée au nombre de ses eurycystes. Nous avons vu qu'il ne cite comme exception qu'un *Bryum* Dill. ; mais cependant il a constaté aussi chez *Funaria* Schreb. des cas où il y avait 4 eurycystes sur 2 cellules ventrales, d'où nécessité du dédoublement secondaire des eurycystes par des cloisons anticlines. Il n'a pas cependant tiré cette conclusion. L'abbé Morin (30) pour le *Mnium hornum* L. dit que les eurycystes se dédoublent tangentiellement et radialement). Nous voyons dans ce *Mnium* Dill. une exception de plus à la règle de Lorentz.

Enfin des cellules de la lame foliaire, voisines de la nervure, peuvent se diviser également et donner de grandes cellules qui s'ajoutent à la nervure, telles que celles marquées par B dans mon schéma (*fig.* 202) et dans la figure 198.

On a pu remarquer une différence importante entre ce développement et celui du *Mnium undulatum* (L.) Weis, en ce qui concerne les cellules-mères des sténocystes. Leur production est ici moins directe, car elles ne sont pas délimitées comme chez le *Mnium undulatum* (L.) Weis par la première cloison péricline apparaissant dans les 2 cellules dorsales médianes primitives (voir *fig.* 193). Nous avons vu en effet que ces 2 cellules dorsales primitives se divisent d'abord, non par une cloison péricline, mais par une anticline à laquelle succède une péricline ; ce sont les cellules les plus internes E (*fig.* 201) qui sont les cellules-mères des sténocystes.

Je signalerai encore que, vers la base de la feuille, le côté dorsal des cellules fondamentales reste longtemps indivis, formant des grandes cellules palissadiques très hautes, alors que du côté ventral les cloisons périclines limitant les cellules

eurycystes des cellules ventrales sont apparues déjà. C'est ainsi que l'on observe de jeunes feuilles où les coupes transversales de la base présentent : 4 hautes cellules dorsales palissadiques, 4 eurycystes et 4 cellules ventrales.

Vers la base des feuilles adultes les cellules ventrales possèdent des anneaux d'épaississement très spéciaux qui se rencontrent dans d'autres Mousses, par exemple chez le *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr..

Dans la lame foliaire de feuilles assez développées, j'ai constaté aussi, sur les coupes transversales, une multiplication très active, se traduisant par l'étroitesse des cellules dans le sens parallèle aux lames foliaires et le grand nombre de noyaux qu'on y voit, alors que dans ces mêmes feuilles les cellules sont bien plus larges vers la base. J'ai donc confirmé encore en cela les données de Nägeli.

Le développement de la marge, sous forme de nervure marginale à plusieurs couches, ne commence qu'assez tardivement et débute en général par la formation d'une cloison parallèle aux lames foliaires, rarement dans la cellule qui borde la feuille, mais plutôt dans celle qui la précède ou encore quelquefois dans la 3e cellule à partir du bord. Cette apparition se fait à peu près simultanément, depuis la pointe jusqu'à la base de la feuille, lorsque celle-ci a atteint un certain stade de son développement. C'est ainsi que dans la 3e feuille (en comptant à partir de la plus jeune) que j'ai étudié et qui avait $0^{mm},6$ de longueur, il n'y avait pas trace de cloisonnement dans les cellules marginales ; tandis que dans la 4e feuille, un peu plus âgée et mesurant $0^{mm},675$, c'est-à-dire n'ayant que les 3/4 d'un dizième de millimètre de plus que la précédente, on observait la formation d'une 2e couche cellulaire dans la région marginale, depuis la 3e coupe à partir de la pointe jusqu'à la base de cette feuille. Certaines coupes en étaient dépourvues complètement ou simplement d'un côté. Dans la 10e coupe, qui ne possédait pas même l'indication d'une marge du côté gauche, la 2e et la 3e cellule à partir du bord droit s'étaient divisées chacune par une cloison parallèle aux lames foliaires. La production de ces cloisons est précédée d'un gonflement des cellules dans lesquelles elles apparaissent

Dans la partie la plus différenciée de la marge, c'est-à-dire vers la base de la feuille, on voit encore dans ces 2e et 3e cellules (comptées à partir du bord de la feuille) 2 autres cloisons parallèles à la première cloison formée. La cellule du bord de la feuille et la 4e à partir du bord se divisent aussi chacune par une cloison parallèle aux surfaces foliaires, si bien que la nervure est formée typiquement de 4 cellules centrales entourées de 8 cellules périphériques [ce que j'ai figuré dans un schéma (*fig.* 203)]. Naturellement, il peut se produire encore d'autres cloisons. C'est ce que l'on constate dans les figures 199 et 200.

Au point de vue anatomique, l'abbé Morin (30) représente une coupe transversale de nervure (figure 8 de sa planche 17) et dit que Schleiden avait déjà figuré la nervure marginale de cette Mousse.

Étude de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth.

Nous avons vu, par l'étude de 2 espèces de *Mnium,* que dans un même genre on peut rencontrer des types de développement légèrement différents et cependant des formes assez éloignés, d'autre part, peuvent montrer un développement très semblable. C'est ainsi que la *Funaire hygrométrique,* que je vais étudier maintenant, offre dans le développement de sa feuille un type très comparable à celui du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. Pourtant la famille qui renferme les *Mnium* Dill. et les *Bryum* Dill. compte parmi les plus élevées dans la classe des Mousses , par la présence de traces foliaires incomplètes, d'un cylindre central bien délimité dans la tige, par la haute différenciation des nervures et l'existence de marges foliaires. La famille des Funariacées est au contraire bien inférieure. ; elle présente néanmoins une différenciation très caractéristique de ses cellules épidermiques ventrales, qui restent à large lumen et accolées directement aux eurycystes. sans interposition d'intercalaires ventrales.

Les Funariacées ont fait l'objet, de la part de Lorentz, d'études anatomiques publiées dans le journal *Flora* en 1867 (14). Chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (14) (pages 552 à 553 de son

mémoire, dans le n° 35 du 14 décembre 1867) il dit que le nombre des eurycystes et des cellules ventrales est bien plus constamment de 2 que dans les autres espèces. Il a remarqué le cloisonnement de certaines eurycystes, qui donnent de petits groupes de cellules. Il a observé aussi des cas où il y avait plus de 2 eurycystes, mais très rarement un nombre de cellules ventrales différent de 2. Il a même vu 4 eurycystes dans une nervure où il n'y avait que 2 cellules ventrales. Il devait en conclure à la division des eurycystes par des cloisons anticlines, mais il ne fait là aucune remarque à ce sujet. L'abbé Morin, au contraire, dans sa thèse (page 88), attire l'attention sur la production de 3 à 4 eurycystes issues du cloisonnement radial de 1 ou 2 d'entre elles. Il a même observé 5 eurycystes, la transformation d'eurycystes en groupes de 2 à 4 stéréides ; rarement le nombre des cellules ventrales s'élevait à 3 ou 4.

Mon matériel [1], formé de fleurs mâles, présentait régulièrement la monoecie, car dans mes coupes en série je rencontrai juste au-dessous de la fleur mâle terminant la tige, une fleur femelle formée d'un archégone. On sait que cette monoecie a été étudiée par Marchal, Boodle et plus de 60 ans avant ces auteurs Mitten et ses contemporains l'avaient signalée.

J'ai constaté toujours que le jaunissement et l'épaississement des parois cellulaires, signe de vieillesse, commençaient par la pointe de la feuille, alors que la base restait longtemps méristématique.

J'étudierai une série de feuilles, de plus en plus âgées, de fleur femelle. Les figures 204 à 208 montrent quelques coupes, de la pointe à la base d'une très jeune feuille. Les coupes successives nous ferons fort bien suivre le développement, car dans une feuille si jeune la pointe n'a pas encore acquis une différenciation spéciale.

La figure 204 nous offre le stade en éventail, bien connu, compliqué seulement par l'apparition de la nervure, formée de 2 cellules fondamentales seulement comme chez le *Mnium*

1. Ce matériel a été récolté à Berne dans le jardin de la maison du 39 Hallerstrasse et mis dans l'eau de 13 h. 20 à 15 heures (soit pendant 1 h. 40) avant d'être fixé au liquide de Kaiser le 13 février 1918. Les préparations ont été colorées au mélange fuchsine-vert d'iode, puis congocorinthe.

punctatum (L. Schreb.) Hedw.. La figure 205 montre un stade beaucoup plus évolué : du côté ventral, des cloisons périclines se sont produites, séparant les eurycystes *D* et *d* des cellules ventrales V. Il est même apparu une cloison anticline dans l'eurycyste primordiale de droite, qui a donné ainsi naissance à 2 eurycystes *d*. Du côté dorsal, la première cloison qui apparaît dans chaque cellule dorsale primordiale est anticline (voir *a*, *fig.* 205). Du côté droit la segmentation s'est poursuivie au moyen d'une cloison péricline, donnant ainsi naissance à une cellule-mère de sténocystes E (*fig.* 205). Nous voyons donc que la cellule-mère de sténocystes a une origine semblable à celle de la nervure du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw..

Dans la figure 206 la cellule-mère de sténocystes s'est divisée par une cloison anticline *a* (*fig.* 206), ce qui n'était le cas pour aucun des 2 *Mnium* Dill. étudiés. Nous voyons également dans cette figure 4 cellules eurycystes, mais les cellules ventrales sont restées indivises. Elles le resteraient même à l'état adulte, à cet endroit de la feuille qui est le plus hautement différencié. C'est seulement vers la base que ces cellules ventrales se divisent par des cloisons anticlines. C'est ainsi qu'on trouve 4 cellules ventrales dans la figure 207, mais seulement 3 dans la figure 208.

La figure 207 nous montre la continuation du cloisonnement du côté dorsal : une cloison péricline *p* et 2 cloisons anticlines *a*, qui n'existaient pas dans la figure 206, sont apparues.

La figure 208 représente la coupe située juste à l'insertion de la feuille sur la tige. Les cloisonnements offrent, comme toujours dans cette région, un type très simplifié.

Dans toutes ces coupes de nervures on a pu constater que le côté droit a eu un développement bien plus rapide et plus complet que le côté gauche : c'est du côté droit qu'apparaît la première cloison anticline, qui dédouble une eurycyste primordiale en 2 eurycystes *d* (*fig.* 205). C'est encore de ce côté droit qu'on voit la première cellule-mère de sténocystes E (*fig.* 205). On en trouve déjà 2 séparées par la cloison *a* dans la figure 206, alors que du côté gauche il n'y en a encore aucune ; ce n'est que dans la figure 207 qu'il en apparaît

enfin une (F, *fig.* 207) de ce côté, mais elle est bien petite comparativement aux 2 cellules sténocystes E (*fig.* 207) situées du côté droit. En ce qui concerne la lame foliaire, c'est également le côté droit qui compte toujours le plus grand nombre de cellules (sauf dans la figure 204 où la lame foliaire n'existe pour ainsi dire pas). C'est d'ailleurs ce côté qui se soude en dernier lieu à la tige. L'extrémité du limbe du côté gauche commence à se fusionner avec celle-ci en T (*fig.* 208).

Les divisions cellulaires se produisent un peu n'importe où dans la jeune lame foliaire (voir les membranes, probablement toutes récentes, marquées *j* dans les figures 205 à 208). Dans la figure 206 on voit une division N arrivée au stade final de l'ascension polaire.

Dans une feuille plus jeune (*fig.* 209) le côté droit prend nettement la prédominance : la cellule fondamentale de gauche *c* (*fig.* 209) de la nervure est encore indivise, alors que celle de droite s'est divisée par une cloison péricline *p* et que, dans la cellule dorsale ainsi formée, il est déjà apparu une cloison anticline *a*.

Les figures 210 à 218 montrent des coupes de la pointe à la base dans une feuille plus âgée que la première décrite. Dans les figures 216 à 218 je n'ai pas représenté la lame foliaire. La figure 210 montre une coupe à travers l'initiale de la feuille : son noyau n'a pas de plus grandes dimensions que représente celui de toute autre cellule. La figure 211 la coupe placée 15 μ plus bas. Elle montre bien que la feuille poussait par une initiale à 2 pans, car, s'il y avait eu une initiale à 1 seul pan il y aurait eu une cloison située suivant le plan de symétrie de la coupe. La figure 212 fait voir la prédominance du côté droit de la lame foliaire. Dans les figures suivantes nous constatons que cette prédominance reste toujours nettement accentuée. La figure 213 nous montre un fait du même genre pour la nervure : en effet, alors que la cellule fondamentale de gauche de la nervure ne s'est encore divisée que par uue cloison péricline *p*, en une cellule ventrale et une dorsale, à droite la cellule dorsale s'est déjà divisée successivement par une cloison péricline *m* et 2 cloisons anticlines *a* et *f*, donnant ainsi naissance à une cellule-

mère de sténocytes E. La figure 214 présente un développement à peu près semblable, mais certaines cloisons dessinées du côté dorsal gauche sont peut sûres. La formation d'une seule cellule ventrale V est un fait très particulier. La nervure provient donc ici d'une seule cellule fondamentale. C'est une structure réduite que l'on peut rencontrer vers la pointe des feuilles.

Les figures 210 à 214 représentent la région de pointe dont le développement est à peu près achevé. En effet, la coupe de la figure 214 est restée à un stade bien moins évolué que celui représenté par la figure 205 et pourtant la lame foliaire est bien plus développée, les cellules sont beaucoup plus grandes dans la figure 214 que dans la figure 205. L'activité multiplicatrice des cellules a dû déjà se ralentir dans toute cette région de pointe. Tandis que, de la figure 215 à la figure 218, on voit de nombreuses petites cellules dans la nervure, et que la lame foliaire présente beaucoup de jeunes membranes (voir *j fig.* 215), au contraire, dans les figures 212 à 214 les cellules de la lame foliaire sont larges : donc il y a longtemps qu'une division cellulaire ne les a pas affectées. Je signalerai dans la figure 215 le fait que les cellules-mères d'eurycystes, aussi bien à droite qu'à gauche, se sont divisées d'abord par une cloison péricline (*p fig.* 215). Il en est de même dans la figure 216 (voir *p*). A gauche 2 parois anticlines lui ont succédé, ce qui a amené la formation de 6 cellules sténocystes. Du côté ventral il y a 2 cellules ventrales et 5 eurycystes, car 2 eurycystes se sont divisées par une cloison péricline, donnant 2 couches d'eurycystes, fait très rare dans cette espèce. La figure 217 représente une structure sensiblement semblable, sauf qu'il n'y a plus que 4 eurycystes, mais le nombre des cellules épidermiques dorsales s'est augmenté par l'adjonction de 2 parois anticlines *a*. La figure 218 présente une structure plus simple et la nervure est moins bombée du côté dorsal. Ceci montre le voisinage de la base. Ici c'est par des cloisons anticlines *a* que la segmentation a débuté. C'est seulement dans la figure 218 que l'on voit le nombre des cellules épidermiques ventrales se monter à plus de 2. On peut remarquer la grande taille des cellules ventrales dans toutes les figures 213 à 218.

Les figures 219 à 230 représentent des coupes de l'extrême pointe (*fig.* 219), jusqu'au fusionnement avec la tige (*fig.* 230) d'une feuille plus âgée. Je n'ai plus représenté la lame foliaire à partir de la figure 224 jusqu'à la figure 230. Nous pouvons constater la grandeur des cellules et leur irrégularité depuis l'extrême pointe (*fig.* 219). Il semble qu'il y ait des noyaux cellulaires jusque dans la figure 224. Dans ces coupes il est impossible de distinguer les eurycystes des sténocystes. Les cellules ventrales seules se distinguent toujours très nettement. Dans les figures 225 et 226 nous voyons se produire le même fait que dans la figure 216, c'est-à-dire un cloisonnement des eurycystes au moyen de périclines *m* (*fig.* 216, 225 et 226). Il y a même, dans la figure 226, l'apparition d'une cloison péricline *n*, ce qui donne jusqu'à 3 couches d'eurycystes à cet endroit. En réalité ces eurycystes médianes ainsi, fragmentées, formeront des cellules tout à fait semblables aux sténocystes et je les considère comme telles malgré leur origine. Dans les 2 feuilles plus évoluées que j'étudierai, on voit en effet à ce niveau la ou les eurycystes médianes ainsi transformées en sténocystes secondaires (voir les eurycystes D dans les figures 232 à 236 représentant les coupes d'une feuille du même pied que celles étudiées précédemment et les figures 244, 245 et surtout 246 qui sont les coupes d'une feuille située dans une fleur mâle). Dans la figure 227 nous voyons nettement les eurycystes. Celle de droite s'est divisée en 2 eurycystes *d*. Dans les figures 228 et 229 les 2 grandes eurycystes sont restés indivises et confinent directement aux cellules épidermiques ventrales. Les cellules sténocystes se divisent souvent d'abord par des cloisons anticlines *a* (voir figures 226 à 229). Dans la figure 230 on voit la feuille se souder à la tige et la sortie d'un rameau latéral R. Les eurycystes D et les cellules ventrales V (*fig.* 230) s'allongent, comme attirées par la tige. La lame foliaire possède là 2 couches de chaque côté. Ces caractères se retrouvent à l'insertion des feuilles de presque toutes les Mousses.

Les figures 231 à 242 présentent des coupes de la pointe à la base de la nervure dans une feuille encore plus âgée, appartenant toujours au même pied femelle que celles précédem-

ment étudiées. On peut constater ici un fait très curieux : l'épaississement de membranes cellulaires se produit beaucoup plus dans les membranes situées à l'extérieur de la nervure, telles que celles des sténocystes, que dans celles qui sont en contact avec l'air extérieur. Cet épaississement se constate dans la pointe de la feuille, alors que la base (*fig.* 241 et 242) présente des cellules à parois minces pourvues de très beaux noyaux. Je signalerai d'ailleurs ici, à propos de ces derniers, que la chromatine ne s'y trouve pas condensée en une seule masse, comme cela se voit souvent chez les Mousses, mais qu'en dehors d'un caryosome principal, il y a en général de nombreuses granulations chromatiques dans le caryoplasma. Nous trouvons dans cette feuille âgée les mêmes parties que dans les plus jeunes: vers la pointe (*fig.* 231) on trouve une seule cellule ventrale comme dans la figure 214 ; plus bas le stade avec cellules ventrales toujours très grandes, 2 eurycystes assez petites, séparées par la prolongation du faisceau de sténocystes issu de la transformation du ou des eurycystes médianes (voir figures 232 à 236). Nous trouvons ensuite la partie vraiment caractéristique, (*fig.* 237 et 238) où la nervure est formée de 2 cellules ventrales accolées directement à 2 eurycystes, sans interposition d'intercalaires ventrales, et dorsalement d'un faisceau de sténocystes, limité directement du côté dorsal par les cellules épidermiques dorsales à large lumen, sans intercalaires dorsales.

A celle-ci succède une quatrième partie, où la nervure affecte un contour plus aplati et élargi, ce qui amène les eurycystes et les cellules ventrales à augmenter de nombre (*fig.* 239). Nous avons dans cette dernière figure, 3 cellules ventrales, 4 eurycystes assez petites, un faisceau de 5 sténocystes surmontées dorsalement de cellules épidermiques plus petites.

Enfin une cinquième partie forme la base, dont la structure interne est très régulière : on y trouve 2 eurycystes et 2 cellules ventrales. La figure 242 montre la base de la feuille accolée à la tige. A cet endroit la lame foliaire a des cellules énormes, comme d'ailleurs toutes les parties de la nervure.

Je dirai finalement quelques mots d'une assez vieille feuille se trouvant dans une fleur mâle. Les figures 243 à 248 en montrent les coupes, de la partie basilaire jusque vers la pointe. Je

représente ces coupes pour donner un exemple de feuille de cette espèce beaucoup plus développée et présentant une différenciation toute spéciale de certains sténocystes. Les cellules sténocystes n'épaississent pas ici uniformément leurs parois ; ainsi, dans la figure 246, nous voyons que les sténocystes du pourtour ont seules épaissi leurs parois, sauf du côté de l'eurycyste de gauche.

Dans les figures 247 et 248, qui représentent des coupes plus voisines de la base, certaines sténocystes ont épaissi tellement leurs parois que le lumen cellulaire s'est réduit à l'extrême, alors que les cellules s'arrondissent. On a ici de véritables stéréides, du côté dorsal du faisceau de sténocystes. Lorentz (11) a qualifié de « comites mnioidei » de semblables faisceaux de sténocystes entourés de stéréides, car ce sont surtout les *Mnium* Dill. qui présentent cette structure. On remarquera les dimensions considérables des cellules de la lame foliaire, spécialement dans la figure 248 qui est la plus basilaire. Chez une feuille âgée, c'est donc à la base que les cellules de la lame foliaire atteignent les plus grandes dimensions : constatation inverse de celle faite précédemment sur des feuilles plus jeunes. Il est utile de remarquer que nous avons ici une feuille dont la croissance est totalement achevée et dont la base elle-même a cessé toute croissance. Cette feuille nous présente les mêmes parties que les autres : l'extrême pointe (*fig.* 243) à une seule cellule ventrale, une partie à 2 eurycystes séparées par des sténocystes (*fig.* 244 à 246), enfin une partie où les eurycystes et les cellules ventrales augmentent de nombre, ces dernières étant les plus lentes à opérer cette transformation.

Étude du développement de la feuille du *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig[1].

Je vais comparer rapidement une série de feuilles de plus

1. Mon matériel a été récolté aux environs de Berne (Suisse) dans la forêt de Bremgarten, au versant d'une colline, près d'une carrière proche de la route menant au Neubrücke. Il a été fixé le 4 avril 1918 à 11 h. 35 au liquide de Kaiser, après passage de 5 minutes dans l'eau. Malgré l'heure assez tardive de la fixation j'ai observé un certain nombre de divisions cellulaires à des stades pas trop avancés. C'est ainsi que dans mes dessins on peut voir 2 fins et un début d'ascension polaire. Mais les chromosomes sont ponctiformes.

en plus âgées. Les figures 249 à 251 montrent 3 coupes, faites à 15 micra d'intervalle dans une très jeune feuille : les figures 249 et 250 présentent le stade en éventail, compliqué çà et là de quelques cloisons périclines, premières ébauches de nervure. Ces premières cloisons périclines sont situées bien plus près du côté dorsal que du côté ventral de la feuille. Nous voyons dans la figure 251 un développement beaucoup plus avancé : on trouve 2 cellules ventrales V, 2 eurycystes D et dans la première cellule fondamentale de gauche s'est formée une cloison anticline *a*. Nous voyons donc, dans cette première feuille, le côté gauche de la nervure apparaître d'abord (*fig.* 249 et 250). Il se développe ensuite plus rapidement que le droit. C'est ce que nous constaterons également dans toutes les autres feuilles.

Les figures 252 à 261 montrent les coupes de la pointe à la base d'une feuille plus âgée. Ces coupes ont été faites régulièrement à 15 micra de distance l'une de l'autre (une seule manque entre les figures 256 et 257). Nous pouvons constater que, dans cette espèce, le développement de la feuille est remarquablement régulier. Ce n'est que dans les feuilles plus âgées que quelques inégalités se manifesteront, dues, sans doute aux compressions exercées par les autres feuilles au cours de l'ontogenèse. Les figures 255 et 256 sont d'une régularité absolue : la nervure y est formée de 2 cellules épidermiques ventrales V, de 2 eurycystes D, surmontées chacune de 2 cellules épidermiques dorsales, qui en sont issues au moyen d'une anticline *a*. La figure 257 offre la même structure, mais la nervure s'est augmentée à droite d'une cellule fondamentale supplémentaire, qui s'est divisée assez irrégulièrement, car il est apparu une cloison péricline *p* dans une eurycyste, ce qui est un fait très rare. La lame foliaire prend un plus grand développement à gauche qu'à droite ; ce qui se voit encore dans les 2 figures suivantes. La figure 258 montre une nervure issue de 4 cellules fondamentales qui se sont divisées très régulièrement. La figure 259 fait voir un grand développement des cellules issues de la première cellule fondamentale de gauche. La cellule ventrale de ce segment s'est divisée par une cloison anticline, ce qui est le mode de cloisonnement régulier des cellules épidermiques

ventrales primitives. Le premier segment à droite de la cloison médiane est au contraire très peu développé : 1 cellule dorsale, 1 eurycyste, 1 cellule ventrale. Le deuxième segment de gauche nous montre du côté dorsal la continuation régulière du cloisonnement : il apparaît une cloison péricline *p* dans la cellule de droite, issue de la cellule dorsale primitive de ce 2e segment au moyen de l'anticline *b*. Dans la figure 260 je signale la formation de la cloison anticline *a* dans la cellule dorsale de gauche issue, au moyen de la cloison anticline *b* de la cellule dorsale primitive du premier segment de gauche. Ceci est un cloisonnement exceptionnel. En général, dans chaque segment situé à gauche du plan de symétrie de la feuille, la cellule dorsale primitive se divise par une cloison anticline ; des 2 cellules formées, celle de droite se divise d'abord par une cloison péricline en 2 cellules B et *c* (*fig.* 260), tandis que celle de gauche A reste indivise. De l'autre côté du plan de symétrie c'est l'inverse qui a lieu : dans chaque cellule dorsale primitive, qui se divise d'abord par une cloison anticline, c'est la cellule de gauche qui se divise la première par une cloison péricline et la cellule de droite reste indivise. Dans la feuille adulte (*fig.* 288) les cellules A et B correspondant aux cellules A et B de la figure 260 sont restées indivises, tandis qu'à *c* (*fig.* 260), correspondent des groupes de stéréides *st* dans la figure 288. Dans la figure 260 j'ai pu observer la division d'une des cellules dorsales secondaires *d* ; la division était au stade de l'ascension polaire. Dans une cellule *c* de la lame foliaire de cette même coupe j'ai pu observer la cinèse arrivée à sa fin. Dans la figure 261, qui représente une coupe pratiquée dans la partie basilaire, on voit dans la lame foliaire de gauche l'apparition de 2 cloisons péricIines *p*. Ceci est le premier indice d'une différenciation spéciale des cellules des oreillettes, fréquente chez les Dicranacées. A l'état adulte (*fig.* 290), la feuille du *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. présente de très grandes cellules à parois minces à l'endroit de son insertion avec la tige. Ces grandes cellules envahissent toute la feuille des *Dicranum* Hedw. de la section *Paraleucobryum* Lindb., qui forment transition avec les Leucobryacées.

Les figures 262 à 271 montrent quelques coupes dans une

feuille plus âgée. Nous pouvons remarquer la formation (*fig.* 266 à 268) de protubérances dorsales sur la nervure, qui peuvent atteindre, dans la partie médiane de la feuille à l'état adulte, de 2 à 3 cellules de hauteur (*fig.* 289). Nous pouvons également constater une multiplication cellulaire peu intense dans la lame foliaire, jusqu'à une certaine distance de la pointe de la feuille. Ainsi, dans la figure 268, qui représente une coupe située à près de 1/10 de millimètre de la pointe de la feuille, on ne voit pas trace de division récente dans la lame foliaire Dans la figure 266 nous voyons la cellule de gauche *a,* issue de la division de la cellule dorsale primordiale du 1er segment de gauche de la nervure, qui s'est renflée au-dessus de la surface externe. La figure 267 présente un stade ultérieur de la formation de semblables dents (ce ne sont pas en effet des lames dorsales continues) ; il s'est produit une cloison *p,* située à peu près au ras de l'ancienne surface dorsale de la feuille. Dans la figure 268 nous avons même une cloison anticline *a,* qui divise la cellule de pied de cette dent. Cette division se produit d'ailleurs rarement : c'est ainsi que nous n'en voyons pas trace dans la figure 289, à la base des 4 grandes dents, ni dans les figures 280 à 285, représentant d'autres coupes passant par des dents dorsales.

Je ne m'attarderai pas à décrire plus longuement les cloisonnements de cette feuille ; on s'en rendra compte par mes dessins. On voit, dans la figure 271, une division cellulaire dans la lame foliaire. J'attire l'attention sur le fait que les divisions que j'ai observées (*fig.* 260 et 271) étaient justement à la base des feuilles ; ce qui est un argument en faveur de la croissance des feuilles par la base, au moins à partir de ce stade. Les figures 272 à 287 nous montrent des coupes dans une feuille encore plus âgée. Du premier coup d'œil on se rend compte que la pointe (*fig.* 272 à 282) possède des parois épaissies considérablement, alors que la base a encore des parois très minces. De plus, en examinant les préparations colorées par le vert d'iode, la fuchsine et le congocorinthe, j'ai constaté que les membranes cellulaires de la région de pointe prenaient une coloration violette, qui se pıolonge assez bas dans les lames moyennes de la feuille. Voici donc d'autres arguments mon-

trant nettement que la pointe de la feuille est bien différenciée alors que la base est encore méristématique et se colore en rose par le congocorinthe.

J'ai observé la coloration verte, due au vert d'iode, dans des fragments de vieille feuille, tels que celui représenté par la figure 288. Cette figure montre que, vers la base, toutes les cellules se sont transformées en stéréides dont le lumen a presque disparu, alors que du côté dorsal il y a des massifs de stéréides *st* dans l'angle des eurycystes D. J'ai dit plus haut d'où ces cellules sont dérivées.

Au point de vue cytologique, j'ai mesuré le noyau de l'initiale d'une tige. Il avait un diamètre variant entre $10^{\mu},8$ et $11^{\mu},1$ et sa masse chromatique énorme avait un diamètre variant entre $4^{\mu},1$ et $4^{\mu},4$.

Dans une feuille ayant de 15 à 30 μ de haut, le noyau de l'initiale n'avait que $8^{\mu},3$ de diamètre et sa masse chromatique $2^{\mu},7$ à 3 μ.

Dans une feuille ayant à peu près 60 μ de haut, le noyau de l'initiale n'avait que $7^{\mu},7$ de diamètre et la masse chromatique $2^{\mu},2$.

Nous voyons donc que les grandeurs absolues du noyau et de la masse chromatique sont bien plus faibles dans les cellules initiales des feuilles que dans le noyau d'une tige et que plus la feuille s'allonge, plus celles-ci diminuent.

Si l'on calcule le rapport $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$ on obtient respectivement 17,1 pour le noyau de l'initiale de la tige, 25,1 pour celui de l'initiale de la feuille, de 15 à 30 μ et $42^{\mu},8$ pour l'initiale de la feuille de 60 micra. L'initiale de cette dernière feuille avait sans doute conservé plus longtemps son activité caryocinétique. On voit néanmoins que ces noyaux d'initiales de feuilles diffèrent profondément du noyau de l'initiale de la tige qui les portait.

Lorentz (11) ne parle pas du développement du *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. ni même de son anatomie foliaire. Mais il a décrit dans ses Grundlinien, avec d'assez grands détails (surtout d'après les travaux de S. Berggren), le développement de la nervure des Campylopodées, qui appartiennent à un type très comparable.

L'abbé Morin (30) (page 39 de sa thèse) place le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. dans le type moyen des *Dicranum* Hedw. et signale seulement que chez cette espèce, comme chez quelques-unes, qui lui sont voisines, il y a 8 à 9 eurycystes dans la nervure foliaire. Les figures 4, *a* et *b* de sa planche 6, montrent des coupes transversales au milieu et vers le sommet de la feuille.

Étude d'*Atrichum undulatum* Palisot de Beauvais.

Une étude sur le développement de la feuille des Mousses, serait incomplète si elle n'envisageait aucun membre de la famille des Polytrichacées, qui possède le gamétophyte le plus différenciée de tout l'embranchement des Muscinées : traces foliaires, cylindre central très complexe et surtout différenciation toute particulière des feuilles. Lorentz (10) a étudié avec détails le développement de la feuille de *Polytrichum* Dill.. Lorch (19), beaucoup plus tard, a repris cette étude et a décrit, avec beaucoup de soin, l'asymétrie qui se constate dès les premiers cloisonnements de la nervure foliaire. Je ne m'occuperai donc pas de ce genre mais je parlerai d'une autre Mousse bien connue de cette famille : l'*Atrichum undulatum* P. Beauv., que l'on appelle souvent aussi *Catharinea undulata* (L.) Web. et Mohr (ce dernier nom a la priorité, mais le premier est plus connu).

La figure 291 montre l'aspect d'une feuille de $3^{mm},4$ de longueur et de $0^{mm},9$ de largeur. Les feuilles ondulées de cette espèce atteignent généralement une longueur double. Ce dessin (*fig.* 291) a été fait aussi exactement que possible à la chambre claire. On peut remarquer que les cellules de la base foliaire sont légèrement allongées. J'ai figuré également les lamelles ventrales qui parcourent longitudinalement la nervure. Il y en a généralemcnt quatre. C'est vers la base du tiers supérieur de la feuille que les lamelles atteignent, en même temps que ce nombre de 4, leur plus grande hauteur. Les marges foliaires sont formées de cellules allongées, à parois épaisses et munies de dents. Vers la base de la feuille, elles apparaissent en coupe sous forme de 4 cellules à lumen presque nul (*fig.* 324). A d'autres niveaux, on voit une seule cellule

de marge ou 2 cellules : l'une située du côté dorsal et l'autre du côté ventral. La première cloison qui apparaît dans les cellules de la marge est donc parallèle aux surfaces foliaires. Pour parvenir au stade de 4 cellules (*fig.* 324), la cellule dorsale et la cellule ventrale se divisent chacune par une cloison perpendiculaire aux lames foliaires et parallèle au plan de symétrie de la feuille. Le brunissement et l'épaississement des parois commence dans la marge, avant de se manifester dans la lame foliaire comme chez les autres Mousses.

Avant de décrire le développement de la feuille, considérons une coupe (*fig.* 323), faite dans la partie basilaire d'une feuille adulte. Nous remarquons que les cellules de la lame foliaire ont leurs parois très épaisses (d'environ 3 micra) et brunes. Les cellules épidermiques ventrales V ont également leurs parois très épaisses et brunies, ainsi que les cellules épidermiques dorsales où l'épaississement des parois externes atteint son maximum. La cellule marquée E a une paroi dorsale de plus de 6 μ d'épaisseur. Les cellules intercalaires dorsales et ventrales sont transformées en une masse de stéréides dont les parois apparaissent d'une couleur violacée (due au mélange fuchsine-vert d'iode avec lequel j'ai coloré mes préparations) qui tranche nettement sur la coloration rose, due au congorinthe, des parois des cellules caractéristiques : eurycystes et sténocystes situées au milieu de la coupe. Les eurycystes D n'offrent rien de particulier. Les sténocystes, au contraire, sont différenciées en grandes cellules S, situées dorsalement par rapport aux eurycystes et en petits massifs *s*, situés dans l'angle dorsal des eurycystes. Cette structure se rencontre seulement vers le centre de la nervure, car sur les côtés toutes ces cellules se transforment uniformément en stéréides. Lorentz appelle cellule centrale, la cellule qui se trouve dans l'angle dorsal des eurycystes, et « socii », les cellules à large lumen qui l'entourent des autres côtés. Ici la cellule centrale se subdivise et forme les groupes *s*. Au contraire, dans le *Polytrichum* Dill., elle serait toujours indivise d'après Lorentz (10). Il les aurait cependant trouvé toujours divisées dans un individu qu'il a étudié. Il exprime l'opinion que les systématiciens futurs baseront peut-être des espèces sur ce fait.

J'ai remarqué, sur les surfaces externes des feuilles âgées, de petites granulations *g* (*fig.* 318 à 321 et *fig.* 323) que je ne crois pas avoir jamais été signalées.

Les figures 292 à 294 montrent 3 coupes faites à 15 micra de distance dans une très jeune feuille. La figure 292 présente le stade en éventail dans toute sa pureté. Dans la figure 293 nous voyons la nervure formée de 4 cellules fondamentales. Les 2 cellules extrêmes n'ont encore été divisées que par une cloison péricline *p* en une cellule dorsale et une ventrale. Les 2 cellules fondamentales médianes ont chacune 2 cloisons périclines supplémentaires : l'une du côté ventral, séparant les eurycystes D des cellules ventrales V, et l'autre du côté dorsal, séparant les cellules-mères d'eurycystes E des cellules dorsales *d*, La cellule-mère d'eurycyste de droite s'est même subdivisée en 2 cellules *e*, au moyen d'une cloison anticline. La figure 294 plus aplatie dans sa forme générale, car elle est plus près de la base, présente la même structure, mais encore plus régulière, car la cellule-mère d'eurycyste de gauche s'est également divisée par une cloison anticline. On a donc 4 cellules *e*.

Les figures 295 à 300 montrent également des coupes faites à 15 micra de distance les unes des autres, dans une feuille un peu plus âgée, depuis une région voisine de l'extrême pointe jusque près de la base. Les cellules dorsales secondaires correspondent aux cellules *d* des figures 293 et 294 et se divisent en général par une cloison anticline *a*, doublant ainsi leur nombre, puis chacune des cellules-filles se divise, à son tour, par une cloison péricline (*fig.* 295 à 300) donnant ainsi naissance à des cellules épidermiques dorsales *epd* (*fig.* 297 à 300) et à des cellules-mères des groupes de stéréides dorsales *std* (*fig.* 297 à 300). Il peut arriver quelquefois que cette cellule épidermique dorsale secondaire, se divise de suite par une cloison péricline *p* (voir *fig.* 299), avant de se diviser par une anticline. Du côté ventral, les cellules ventrales correspondant à V, des figures 293 à 294, se divisent par des cloisons périclines (en commençant naturellement près du plan de symétrie) en une couche de cellules épidermiques ventrales *epv* (*fig.* 298 et 299) et une couche de cellules-mères des

massifs de stéréides ventrales *stv* (*fig.* 298 et 299). Il est à remarquer que ce clivage du côté ventral se produit (*fig.* 298 à 300) après celui du côté dorsal (*fig.* 297). En ce qui concerue le groupe de sténocystes, nous voyons que l'une des 2 cellules correspondant à *e,* des figures 293 et 294, s'est divisée par une cloison péricline (*fig.* 296). Le groupe de sténocystes est alors formé de 3 cellules : deux S et une *s* (*fig.* 296) qui correspondent aux cellules désignées par les mêmes lettres dans la figure 323. Ces groupes formés de 2 cellules S, appelés socii par Lorentz, et d'une cellule *s* appelée cellule centrale par le même auteur, se reproduisent naturellement d'une façon symétrique par rapport au plan de symétrie de la nervure. C'est ce que nous constatons dans les figures 297 à 300. Dans cette dernière figure, si l'on examine le groupe de sténocystes provenant de la première cellule fondamentale de gauche, l'on voit nettement que les 2 socii S sont bien plus grands que la cellule centrale *s* ; ce qui est le rapport normal. Le groupe de sténocystes provenant de la première cellule fondamentale de droite est en partie atrophié.

Les figures 301 à 312 représentent des coupes dans une feuille plus âgée. On remarque, comme toujours, dans les coupes de la pointe, des cellules plus grandes et un développement assez irrégulier, surtout du côté dorsal. Ceci est dû principalement à la formation de dents sur le dos de la nervure, comme dans le *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig. Je ne m'attarderai pas à signaler ces cloisonnements irréguliers.

On observe encore dans cette feuille un cloisonnement très régulier des massifs de stéréides ventrales : chacune des cellules-mères de ces stéréides se divise d'abord par une cloison anticline *a* (*fig.* 309). Le cloisonnement se continue par des cloisons périclines, telles que *p* (*fig.* 310). Dans la figure 311, il y a trois cloisons *p,* ce qui donne 7 cellules-mères de stéréides ventrales dans cette coupe. La figure 312 présente des cellules ventrales très régulièrement disposées, comme il arrive toujours à la base des feuilles de Mousses. Nous voyons, dans la figure 309, l'ébauche de la formation des lamelles ventrales : du côté droit la cellule épidermique ventrale A (*fig.* 309) s'est fortement bombée à l'extérieur et du côté gauche il est même apparu

une cloison péricline *p* (*fig.* 309) dans la cellule épidermique ventrale qui faisait une grande saillie hors de la nervure.

Pour la formation des groupes de stéréides dorsales c'est également par la formation d'anticlines telles que *b* (*fig.* 307 à 312) qu'ils débutent. Puis viennent des cloisons péricline telles que *c* (*fig.* 310 et 312).

Les figures 313 à 322 représentent des coupes d'une feuille beaucoup plus âgée. On voit du premier coup d'œil que, dans les figures 313 à 317, l'épaisseur des membranes cellulaires est très notable et qu'elle va en diminuant à partir des coupes de pointes, telles que celles représentées par les figures 313 et 314. Toute l'extrémité de la feuille présente une coloration violette des membranes cellulaires, due au mélange fuchsine-vert d'iode. Cette coloration s'étendait même jusque dans les coupes à parois minces situées assez bas dans la feuille, telle que celle représentée par la figure 321. On voit les dents dorsales, dans les figures 313 et 314, avec beaucoup de netteté. La figure 315 présente un début de lamelle ventrale. La figure 316 montre une lamelle ventrale, les figures 317 et 318 une 2e, la figure 319 le début d'une troisième, la figure 320 en a trois et la figure 321 quatre, ce qui représente le plein épanouissement de la nervure.

La figure 322 est une coupe faite dans la région basale, encore méristématique, à parois minces et colorées en rose par le congocorinthe dans ma préparation. La disposition régulière des cellules ventrales et leur subdivision en 2 couches indiquent tout de suite que c'est une coupe basale. On peut suivre également ici l'évolution : ainsi, dans la figure 322 on reconnaît nettement les cellules socii *S*, devenues bien plus grandes que les cellules centrales *s*, dont l'une s'est divisée par une cloison péricline *p*. Ceci est le cas normal, à l'état adulte, à la base de la feuille, ainsi que nous l'avons vu dans la figure 323.

Ici donc, comme dans la majorité des Mousses, c'est par la pointe et les bords de la feuille que commence la différenciation.

On peut constater, en examinant les coupes successives et spécialement les coupes de jeunes feuilles (*fig.* 292 à 312), que

le développement des 2 côtés de la nervure est souvent très inégal et que dans une même feuille c'est, tantôt un côté, tantôt l'autre, qui est avantagé. Ceci est peut-être dû au fonctionnement de l'initiale à 2 pans.

Au point de vue anatomique, la feuille d'*Atrichum* P. Beauv. a été longuement étudiée par Lorentz dans ses Grundlinien (11). Il en figure de nombreuses coupes (planche XXVI, *fig.* 83 α à η de son travail) et en donne page 432 une description. Il dit que Schleiden considérait les éléments à large lumen comme des vaisseaux, mais que quant à lui, il ne veut nullement préjuger de leur rôle physiologique.

L'abbé Morin (30) fait une longue étude anatomo-physiologique de cette espèce (page 103 à 117) et donne quelques figures de coupes longitudinales et transversales.

Étude de *Barbula ruralis* Hedwig.

J'ai fait pour le *Barbula ruralis* Hedwig quelques mesures cytologiques. J'ai mesuré le noyau de l'initiale d'une tige. Son diamètre était de $8^{\mu},3$ et celui de sa masse chromatique trilobée était au maximum de $4^{\mu},4$. Le noyau de la cellule initiale d'une jeune feuille de cette tige, n'ayant que de 15 à 30 micra de hauteur, avait $6^{\mu},1$ et sa masse chromatique $2^{\mu},7$ de diamètre. On voit donc qu'une feuille, même extrêmement jeune, ne possède jamais une initiale ayant un noyau aussi volumineux et chromatique que celui de la tige.

Je décrirai spécialement le développement du poil terminal. C'est en effet la particularité la plus saillante de la feuille de cette espèce. Cet appendice, qui prolonge la nervure, est en général très long, hyalin et fortement denté.

La figure 325 représente une coupe transversale dans une feuille de *Barbula aciphylla* (Br. Eur.) Hartm., qui n'est peut-être qu'une forme montagnarde du *Barbula ruralis* Hedwig. On est frappé de suite par les mamilles *m* qui recouvrent les lames foliaires et se transforment souvent en papilles *p* (*fig.* 325) par occlusion de leur lumen, dans les cellules dorsales de la nervure, à parois considérablement épaissies. Ces mamilles foliaires sont fréquentes dans le groupe des

Trichostomées. Nous voyons 2 eurycystes D, 2 cellules épidermiques ventrales *epv* et 2 intercalaires ventrales *iv*. Du côté dorsal on rencontre souvent une cellule à lumen assez large E, s'enfonçant dorsalement entre les 2 eurycystes et qui tient lieu des sténocystes absents. Il y a généralement de grandes cellules *S* placées immédiatement contre les eurycystes du côté ventral et qui rappellent les cellules « socii » des Polytrichacées, alors que la cellule *E* rappelle la cellule centrale de celles-ci. L'abbé Morin (30) a remarqué qu'en s'élevant dans la nervure ce massif de grandes cellules, que j'ai désignées par *S* et *E*, se réduit jusqu'à ne plus ressembler qu'à un petit faisceau de sténocystes. Toute la partie dorsale de la nervure : cellules épidermiques dorsales et couches sous-jacentes, sont formées à l'état adulte de cellules à parois extrêmement épaissies et fortement colorées en jaune.

Pour décrire le développement j'étudierai des feuilles appartenant à 2 tiges différentes.

Les figures 326 à 330 nous montrent des coupes transversales faites dans une feuille haute d'un vingtième de millimètre. Les figures 326 et 327 sont les aspects, aux mises au point inférieure et supérieure, de la 1re coupe ; la figure 328 est l'aspect de la seconde et les figures 329 et 330 sont les 2 mises au point de la troisième coupe. Il est bien évident que le stade représenté par la figure 328 ne pourra jamais donner en se développant une partie de la feuille proprement dite, mais seulement le poil. D'ailleurs nous retrouverons dans toutes les autres feuilles un stade plus ou moins en quadrant à la base du poil (Voir *fig.* 334, 341 et surtout 348 et 354). On arrive donc à cette conclusion que, dans une feuille de 1/20 de millimètre, le poil occupe les 2/3 de la hauteur de la feuille. Cet appendice prend donc son origine avec la feuille elle-même et c'est lui qui présente au début le plus grand développement. Le poil terminal n'est donc pas, comme on pourrait le croire, une excroissance tardive, comme les dents marginales du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. par exemple. Ceci est un excellent argument de plus pour montrer qu'en général, dans une feuille de Mousse, le développement le plus actif est d'abord à la pointe, puis se déplace progressivement vers la base.

Dans la feuille immédiatement plus âgée que celle décrite précédemment (*fig.* 331 à 336), on constate déjà dans le poil quelques signes de différenciation. Dans les coupes représentées par les figures 331 à 333 les cloisons cellulaires commencent à s'épaissir et les noyaux sont très clairs ainsi que le plasma. Les figures 335 et 336 représentent des coupes dans la feuille proprement dite. La première de ces figures dérive certainement d'un stade correspondant à celui de la figure 329. Dans la figure 329 la cellule médiane N, d'où proviendra certainement la nervure, est extrêmement évasée du côté dorsal, alors qu'elle finit presque en pointe du côté ventral. La première cloison qui vient diviser la jeune nervure est en général une cloison oblique *o* (*fig.* 335). Ce mode de cloisonnement se retrouve constamment dans le haut de la nervure, ainsi que je l'ai constaté dans les 2 dernières feuilles que je décrirai, (voir *o, fig.* 349 et 355) et à cette cloison en succède une autre *b* (*fig.* 335, 349 et 355). Un peu plus bas (*fig.* 336) les 2 cloisons qui ont donné naissance à la nervure se coupent. La figure 350, qui appartient à une autre feuille, montre un processus du même genre. Je ne parlerai pas du cloisonnement de la base de cette feuille, ni de celui des 2 suivantes, car je décrirai ce processus très simple pour la dernière feuille étudiée.

Les figures 337 à 342 montrent des coupes dans le poil et la pointe d'une feuille immédiatement plus âgée. Un noyau existe encore dans la cellule de pointe (*fig.* 337) et il est même très gros, comme ceux des cellules sous-jacentes (*fig.* 338 et 339) mais ceux-ci sont en rapport avec la grandeur des cellules qu'ils occupent. La faible importance de leur masse chromatique montre nettement que leur activité multiplicatrice a cessé depuis longtemps. Les figures 339 et 340 indiquent le début des dents *d* du poil. L'épaisseur des parois cellulaires commence à être assez importante.

Les figures 345 et 350 montrent des coupes dans le poil et la pointe d'une feuille appartenant à une autre tige. On peut constater ici, dans les figures 343 à 345. l'épaississement considérable des parois cellulaires, qui ne laissent souvent subsister les lumens qu'à peine, ainsi en *l* (*fig.* 343 à 345). Très rapidement les parois s'amincissent vers la base du poil. J'ai déjà

décrit plus haut le stade en quadrant, qu'on trouve à la base du poil (*fig.* 348) et les premières divisions dans le haut de la feuille (*fig.* 349 et 350).

Les figures 351 à 358 montrent des coupes dans la feuille immédiatement plus jeune, prise sur la même tige. Pour ce qui est du poil, il n'y a rien à signaler qui n'ait été dit au sujet des autres feuilles. Les figures 356 et 357 offrent une structure qui est du même type que celle de la figure 358, mais la cellule fondamentale de droite de la nervure s'y est beaucoup plus développée que celle de gauche. La figure 358 montre de suite que le développement ne diffère pas sensiblement de ceux que nous avons vu jusqu'ici : une première cloison a divisé chaque cellule fondamentale en une partie ventrale et une dorsale. La partie ventrale s'est subdivisée, par une cloison péricline. en donnant une cellule eurycyste D et une cellule ventrale V. La partie dorsale s'est divisée d'abord par une cloison anticline *a*, puis la cellule la plus proche du plan de symétrie s'est subdivisée par une cloison *p* (*fig.* 358). Il y a ainsi formation d'une cellule *S*, qui correspond aux cellules *S* de la figure 325. Pour arriver à l'état adulte il suffit de supposer que les 2 cellules ventrales se divisent chacune par une cloison péricline, donnant ainsi 2 cellules intercalaires ventrales et 2 cellules épidermiques ventrales. Du côté dorsal les cellules épidermiques dorsales se diviseront encore par quelques cloisons anticlines et péricIines, de position variable, et épaissiront leurs parois pour atteindre l'état adulte.

Au point de vue anatomique, l'abbé Morin a fait une assez longue description (page 65 de sa thèse) de la feuille de cette espèce et en figure la coupe transversale (*fig.* 12, planche XI de sa thèse).

Quant à Lorentz il ne parle que de la tige et ne dit rien de la feuille du *Barbula ruralis* Hedw. dans ses Grundlinien (page 420).

Étude de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper.

Je n'ai pas la prétention de décrire le développement complet de la feuille de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, car cette

Mousse a fait l'objet de recherches détaillées, depuis des temps déjà anciens, et récemment Lorch, dans sa thèse, en a remarquablement élucidé le singulier développement. Je vais indiquer rapidement l'historique de cette question, puis je parlerai de l'asymétrie de sa feuille que j'ai découverte, et enfin des maxima de croissance marginale et dorsale dans la jeune feuille.

Hugo Mohl (de Tübingen) publia (34) en 1838 dans le journal *Flora* une étude historique sur les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. avec en appendice quelques remarques sur la structure du *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper (qu'il appelle *Dicranum glaucum* Hedw.) et de l'*Octoblepharum albidum* (Hedw.). Il a reconnu que la feuille du *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper possédait 3 à 4 couches cellulaires et que le bord était formé d'une seule couche. Ce qui le préoccupe surtout, comme tous les anatomistes qui étudièrent cette Mousse vers cette époque, ce sont les pores dont les cellules vides ou leucocystes (terme employé plus tard par l'abbé F. Morin) sont pourvus. Mohl a reconnu que ce sont bien des perforations et les met en évidence en colorant les membranes par l'iode. Dans certains cas les cercles d'épaississement des membranes cellulaires entourant les pores sont indiqués plus faiblement et ils n'entourent pas alors de vraie perforation des membranes cellulaires. Il a observé aussi que les parois séparant les tissus de la feuille du monde extérieur ne présentent jamais d'ouverture. Les parois perpendiculaires aux surfaces foliaires en posséderaient sans exception et en plus grand nombre que les parois horizontales dont les pores sont souvent fermés. Il décrit aussi le réseau des cellules chlorophylliennes qu'on trouve dans la feuille et leurs anastomoses.

En 1841, l'étude de Treviranus (35) marque un recul car il n'a pas vu les pores sur les cloisons parallèles aux surfaces de la feuille. Il ne pense d'ailleurs pas que ceux-ci soient percés.

En 1842 Schleiden (3) (page 213 de la 1re partie, 1re édition de ses Grundzüge) signale que les observations sur les perforations des membranes cellulaires se multiplient.

En 1843 vint le travail étrange de Karl Müller (36). Cet

autour, 5 ans après les observations si précises de Mohl, ne vit dans les cellules chlorophylliennes que des méats intercellulaires remplis de chlorophylle !

En 1845 Hugo von Mohl (37) dans ses Vermischte Schriften ne dit rien de nouveau sur ce sujet.

Le *Leucobryum* Hampe paraissait si bien étudié que Lorentz (11) en 1867 renvoie pour la feuille (page 412) au travail de Karl Müller. Il se récuse pour traiter un pareil sujet, étant donné que l'anatomie des feuilles de ces plantes est trop différente de celle des autres Mousses et demanderait la création d'une terminologie spéciale. De plus il ne sait s'il faut considérer la partie de la feuille qui présente plusieurs couches cellulaires comme une lame foliaire ou comme une nervure.

En 1893 parut la thèse de l'abbé F. Morin (30). Il traite des Leucophanées ou Leucobryacées de la page 24 à la page 28 et les figure dans les planches 3 et 4. Il remarque que ces plantes sont didyctiées comme les Sphagnacées, c'est-à-dire que leurs feuilles sont formées d'éléments cellulaires de 2 sortes, mais que chez les Leucobryacées on ne trouve pas de fausses cloisons annelées. En ce qui concerne spécialement le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, il prétend que l'assise ventrale multiplie d'abord le nombre de ses couches cellulaires, lorsqu'on a un nombre de couches de leucocystes supérieur à deux. Le nombre normal de couches cellulaires s'élèverait de 4 à 6.

Il faut arriver en 1894 à la thèse de Lorch (38) pour trouver une étude du développement de la feuille des Leucobryacées. Chez le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper (qu'il appelle *Leucobryum vulgare* Hampe) il décrit d'abord la structure anatomique, disant qu'à la base les feuilles sont à 3 couches cellulaires, que ce nombre s'élève vers le milieu jusqu'à 8 et diminue de nouveau vers la pointe. Il signale qu'il peut y avoir plusieurs couches de cellules chlorophylliennes (fait mentionné déjà par Schimper dans la *Bryologie Européenne* mais contesté depuis par Limpricht dans sa flore). Lorch en a observé jusqu'à 3. La bordure, formée d'une seule couche de cellules hyalines, s'étend depuis la base jusque vers le milieu de la feuille. Les cellules vertes se toucheraient, en formant une lame continue à la sortie de la feuille de la tige, puis elle s'écarte-

raient les unes des autres dans la partie basilaire et moyenne d'une distance égale à peu près à leur largeur et convergeraient finalement vers la cellule terminale de la feuille. Ces cellules vertes seraient seulement un peu plus longues que larges vers la pointe de la feuille ; elles atteindraient leur plus grande longueur vers le milieu et se raccourciraient notablement vers la base. Pour voir les anastomoses entre les rangées de cellules chlorophylliennes il conseille de tremper la feuille dans une solution alcoolique de rouge congo ; on doit chauffer la feuille dans le colorant, puis la laver avant l'examen microscopique. Ces anastomoses se rencontreraient surtout entre les cellules vertes courtes de la base et du sommet qui posséderaient 3, 4 et même 5 anastomoses sur une même cellule.

Lorch décrivit la formation des divers tissus de la feuille. Pour comprendre cette description je prie de se reporter à ma figure 359. C'est une coupe passant par le point végétatif d'une jeune tige. Si l'on regarde la partie gauche de la feuille 5, par exemple, on constate que chaque cellule de la lame foliaire à une seule couche s'est divisée généralement par 2 cloisons, qui ne sont pas tout à fait parallèles aux surfaces foliaires. La feuille présente alors 3 couches cellulaires en épaisseur. C'est la couche médiane qui donnera les cellules chlorophylliennes. Les cellules externes ou futures cellules hyalines grandissant beaucoup plus que les futures cellules chlorophylliennes, viennent s'insinuer entre ces dernières et les séparent complètement dans la partie médiane de la feuille adulte. Ma figure 368 montre une coupe dans une feuille très développée. Les cellules vertes sont les petits losanges noirs. La cellule verte médiane *m*; qui est légèrement en arrière des autres, présente également une forme spéciale. Les bords *b* sont formés d'une seule couche de petites cellules hyalines. Ce bord représente la lame foliaire d'après Cardot. Les figures 359 et 360 montrent un certain nombre de stades jeunes du développement. C'est ainsi que, dans la feuille 5, les cellules *cd* marquent pour les cellules vertes le stade que Lorch a qualifié d'hexagonal, car ces cellules se présentent en coupe sous la forme d'un hexagone. D'après Lorch, lorsque les cellules hyalines se multiplient pour donner plus de 3 couches cellu-

laires, c'est du côté dorsal que se produirait cette multiplication. Ceci est en contradiction avec les assertions de l'abbé Morin. Les divisions dans les cellules hyalines apparaîtraient ensuite alternativement sur les faces ventrale et dorsale de la feuille.

Je souligne ici la constatation de Lorch : que la poussée des cellules hyalines écartant les cellules vertes commence par la pointe de la feuille. Ici donc, comme dans toutes les Mousses, c'est encore de la pointe de la feuille que part la différenciation.

En 1899 Correns (39), dans son énorme travail sur la reproduction asexuée des Mousses, étudie aussi le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper. Les cellules vertes qui affleurent à la surface (voir *n* dans ma figure 360), surtout vers la pointe de la feuille, constitueraient des nématogones : il appelle ainsi les cellules qui peuvent bourgeonner en donnant un filament protonématique ou des rhizoïdes. Il cite une phrase de Lorch (*loc. cit.*, page 447) où cet auteur prétend que les cellules vertes sont toujours séparées du monde extérieur par des cellules hyalines. Correns a constaté que, dans les feuilles périchétiales du *Leucobryum* Hampe, c'est du dos de la feuille, à mi-hauteur, que sortent les rhizoïdes. En ce qui concerne les feuilles-propagules (Brutblätter) elles posséderaient des nématogones placées vers la pointe à l'intérieur et vers la base à l'extérieur.

En 1900 J. Cardot (40) publia un remarquable travail sur l'anatomie comparée des Leucobryacées. Il y étudie les 5/6 des 176 espèces connues alors. Il considère la partie de la feuille formée de plusieurs couches comme la nervure, tandis que le limbe à une seule couche forme une lame foliaire très réduite. Nous avons vu que c'était également l'opinion de Lorentz. Cardot signale que De Notaris l'avait émise en 1869 (Epilogo, p. 285) puis qu'elle avait été soutenue par Lindberg et adoptée par Braitwaite (Britisch Moos-Flora), par Dixon (Handbook of britisch Mooses) et par Husnot (Muscologia gallica). Je n'analyserai pas plus longuement ce travail qui ne traite pas d'embryologie. Je signalerai seulement qu'on y trouve un exposé très clair de l'anatomie comparée si spéciale de ce groupe singulier de Mousses, qui a obligé l'auteur à créer quel-

ques termes techniques nouveaux, dont il donne l'explication.

Je dirai enfin que le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper est une espèce assez polymorphe. C'est pourquoi Burrel (41) et Ljubitzkaia (42) ont publié des recherches sur ses formes et leur répartition géographique.

Malgré les nombreux travaux anatomiques et embryologiques dont je viens de parler j'ai trouvé encore une particularité importante du développement qui, non seulement n'avait pas encore été signalée dans cette espèce, mais dont l'existence avait même été niée par Lorch. Je veux parler de l'asymétrie foliaire qui, bien que difficile à voir, amène une torsion très nette des feuilles ; j'ai écrit sur ce sujet une note à l'Académie des Sciences (43). Or, ce qu'il y a de plus curieux, c'est que Lorch avait étudié avec de grands détails ce genre d'asymétrie foliaire chez le *Polytrichum* Dill. Dans sa Monographie biologique des Polytrichacées (19) Lorch exprime son étonnement de rencontrer une apparition asymétrique des cloisons cellulaires dans la feuille de *Polytrichum* Dill., alors que dans les Leucophanées, dont il avait fait l'objet de sa thèse, la symétrie la plus rigoureuse présiderait à l'apparition des cloisons. Je reconnais que, si l'on n'y regarde pas de très près, les feuilles du *Leucobryum* Hampe paraissent bien symétriques. Mais j'ai constaté cette asymétrie de 3 manières différentes.

J'ai tout d'abord effectué sur les coupes transversales successives d'un certain nombre de feuilles des numérations des cellules chlorophylliennes des parties droite et gauche. Cette opération est rendue facile par le fait suivant : si l'on examine la figure 368, par exemple, on constate que, vers le milieu de la feuille, il y a une cellule verte *m*, de coupe rectangulaire et située un peu plus près du côté dorsal de la feuille que les autres cellules chlorophylliennes. On retrouve une cellule semblable dans presque toutes les coupes de feuilles adultes. Cette cellule *m*, qui marque le plan de symétrie de la feuille, sépare nettement la partie droite de la partie gauche. J'ai donc compté, dans chaque coupe d'une même feuille, le nombre de cellules vertes à droite et le nombre de cellules vertes à gauche de la cellule centrale *m*. J'ai obtenu ainsi des séries de chiffres. J'ai alors

compté le nombre de coupes d'une même feuille qui possédaient autant de cellules chlorophylliennes à droite qu'à gauche, puis celles qui en possédaient plus à droite qu'à gauche et enfin celles qui en possédaient plus à gauche qu'à droite. J'ai numéroté comme toujours mes feuilles en commençant par la plus jeune. J'ai trouvé, par exemple, pour la feuille 12, dont j'ai pu examiner à peu près toutes les coupes jusqu'à la base, que dans 189 coupes le nombre des cellules chlorophylliennes était plus élevé à droite, dans 70 il l'était plus à gauche et dans 151 il y avait égalité. Pour la feuille 8, dont je n'ai examiné que la pointe, il y avait dans 107 coupes prédominance du côté droit, dans 15 du côté gauche et dans 21 égalité. Je n'ai pu faire des calculs complets, car dans mes coupes les feuilles étaient souvent détériorées à la base.

Un second procédé m'a permis de constater l'asymétrie : c'est d'examiner simplement au faible grossissement du microscope la coupe d'un bourgeon entier de *Leucobryum* Hampe. Les figures 362 à 365 montrent des coupes d'une même pointe de tige faites à quelque distance les unes des autres et orientées de même. La figure 362 montre la coupe de la tige au milieu des coupes de feuilles. Les coupes 363, 364 et 365 ont été faites de plus en plus près du sommet. Nous constatons, en suivant les coupes successives d'une feuille quelconque, que chaque feuille subit une torsion qui amène sa pointe à présenter sa face dorsale du côté de la tige au lieu de sa face ventrale. La feuille la plus typique à cet égard est la feuille 13. Cette torsion est due simplement à un développement plus intense du côté droit de la feuille. Mais ces contours de coupes (*fig.* 362 à 365) ne nous indiquent pas si cet accroissement plus grand du côté droit est dû à la simple croissance des cellules ou à leur multiplication.

Ma troisième méthode d'investigations nous montrera qu'il y a une multiplication plus active et une différenciation plus précoce des cellules du côté droit. Elle consiste à examiner des coupes de jeunes feuilles, faites vers leur base, à un assez fort grossissement. La figure 359, qui passe par la cellule initiale d'une tige de *Leucobryum* Hampe entourée de ses feuilles,

nous montre un certain nombre de telles coupes. J'ai marqué par un trait renforcé la cloison médiane dans les feuilles 3, 4 et 5. Considérons la feuille 5. Nous voyons de suite que le côté droit est bien plus long que le gauche. De plus celui-ci est bien plus différencié. Nous voyons en effet 10 futures cellules chlorophylliennes *cd* à droite, contre 6 futures cellules chlorophylliennes *dg* à gauche, arrivées au stade dit hexagonal par Lorch. Si l'on examine la coupe de la même feuille pratiquée 15 micra plus haut (A, *fig.* 360), on voit qu'il y a 14 cellules chlorophylliennes à droite, contre 12 à gauche et que, de plus, le nombre des cellules indivises qui forment la lame foliaire est de 8 du côté droit *d* (*fig.* 360) et de 4 du côté gauche *g* (*fig.* 360). La multiplication cellulaire est donc bien plus active du côté droit. La figure 360 montre en B une coupe dans la même feuille faite 90 micra plus haut que celle représentée en A. On constate qu'il y a 9 cellules chlorophylliennes à droite et 8 seulement à gauche, en comptant le nématogone *n*. La feuille 4 montre que le côté droit est bien plus long que le gauche, mais les cloisonnements sont peu réguliers. Dans la feuille 3 au contraire, nous voyons à droite de la nervure 4 futures cellules chlorophylliennes au stade hexagonal, tandis qu'il n'y en a que 2 à gauche.

Au sujet du développement de la feuille du *Leucobryum* je ferai encore quelques remarques. La première, c'est que l'on constate sur le bord de chaque jeune feuille une grande cellule pourvue d'un gros noyau (voir feuille 5 à ses 2 extrémités, feuille 4 de même et feuille 3 surtout à droite). Ce noyau possède souvent aussi une grosse masse chromatique (voir feuille 3 à droite) et ces grandes cellules sont en général précédées de cloisons cellulaires très rapprochées (voir surtout *d* dans A de la figure 360). La feuille de *Leucobryum* Hampe présente donc une croissance marginale très nette au début de son développement.

Les coupes longitudinales de feuilles ont l'avantage de nous montrer que le côté dorsal des très jeunes feuilles présente un développement plus rapide que le côté ventral, ce qui amène les feuilles à se recourber de ce côté et à protéger le point végétatif. C'est ainsi que la figure 361, qui repré-

sente une coupe longitudinale de feuille, présente 15 cellules formant le côté dorsal contre 10 du côté ventral. La couche moyenne est formée de 10 cellules dont 2 sont en voie de division, ce qui fera 12 cellules. Les figures 366 et 367 nous montrent bien ce recourbement des feuilles sur leur côté ventral (surtout en F, *fig.* 367).

Ces figures 366 et 367 représentent des coupes longitudinales passant par les cellules initiales de 2 tiges. La figure 367 nous montre une jeune feuille *f* vue de face, munie au sommet de son initiale à 2 pans On voit que, dans les jeunes segments, ce sont les cloisons périclines, telles que *p*, qui apparaissent en premier lieu. Le noyau de l'initiale N de la tige de la figure 367 a un diamètre de 9 micra et une masse chromatique de $3^{\mu},7$. Le noyau *n* de l'initiale de la feuille *f* (*fig.* 367) a une forme d'ellipse, allongée suivant le plan de symétrie de la feuille, et dont le grand axe a $6^{\mu},1$ le petit axe $5^{\mu},2$. La masse chromatique a $3^{\mu},3$. Les dimensions de ce noyau sont donc bien plus faibles que celles du noyau de la tige. Les noyaux des jeunes segments détachés par l'initiale sont nettement plus petits, ainsi celui de la première cellule à gauche *g* a un diamètre de $3^{\mu},8$ et une masse chromatique de $1^{\mu},6$.

Le noyau de l'initiale N de la tige, représenté dans la figure 366, a des diamètres de 10 μ et $8^{\mu},3$, sa masse chromatique a $3^{\mu},3$. Le noyau de la cellule terminale de la feuille f_2 (*fig.* 366) a $8^{\mu},8$ sur $6^{\mu},6$ et une masse chromatique sensiblement égale à celle de la tige. Le noyau de l'initiale de la feuille f_1 a un contour sphérique de $7^{\mu},2$ de diamètre et sa masse chromatique a encore $3^{\mu},3$ de diamètre.

Si l'on calule le rapport $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$ on obtient pour l'initiale de la tige 20,96, pour l'initiale de la feuille f_1 10,38, pour celle de la feuille f_2 12,70. Les noyaux des initiales des très jeunes feuilles ont donc relativement plus de chromatine que le noyau de la cellule initiale de la tige, ce qui serait un signe de plus grande activité fonctionnelle.

RÉSUME ET CONCLUSIONS

Avant que j'aie entrepris des recherches sur le développement de la feuille des Mousses, l'état de la question était le suivant :

De 1845 à 1855 une vive polémique [(2) (3) (4) (7)] s'engagea entre Schleiden et Nägeli sur la question de savoir si la feuille des Mousses présentait une croissance apicale ou basilaire.

Schleiden soutint que la pointe de la feuille est toujours la partie la plus âgée et que cet organe serait en quelque sorte comme poussé (hervorgeschoben) hors de la tige. L'un de ses meilleurs arguments fut l'emploi du réactif iodo-ioduré sur les jeunes feuilles du *Sphagnum* (Dill.) Ehrh.. Il prétendit que les membranes cellulaires de la pointe des feuilles, même très jeunes, de cette plante présentent toujours des réactions de membranes âgées.

Nägeli au contraire explique la formation de toute la feuille par le moyen du fonctionnement d'une cellule initiale à 2 pans placée à la pointe de l'organe.

Hofmeister (6) en 1851 considéra, avec juste raison, que la feuille pousse d'abord au moyen de son initiale, puis par croissance intercalaire (Pour les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. il ne croit pas néanmoins à une croissance basilaire après extinction de l'activité de l'initiale).

En 1863 Lorentz (10) étudia *Fissidens* Hedw., *Polytrichum* Dill. et *Fontinalis* (Dill.) L. et en 1867 *Timmia austriaca* Hedw. Ces travaux sont fondamentaux pour l'étude du développement de la nervure.

En 1867 Berggren (26) publia une description anatomique et embryologique du développement de la feuille des Andréales et Kühn (28) en 1870 étudia *Andreaea petrophila* Ehrh.. Berg-

gren (29) en 1872 analysa la thèse de Kühn et résuma ainsi les connaissances de son temps sur ce sujet: chez toutes les Andréales à nervure, sauf chez *Andreaea nivalis* Hook. la feuille posséderait une initiale à un seul pan. Les espèces dépourvues de nervure auraient, au contraire, toujours une initiale à 2 pans sauf l'*Andreaea alpina* Hedw. et les formes à feuilles étroites de l'*Andreaea petrophila* Ehrh. (Cette dernière découverte a été faite par Kühn).

En 1892 Gœbel (32) étudia la curieuse feuille de *Buxbaumia* Haller qui ne présente jamais de cellule initiale.

Lorch (38), en 1894, élucida magistralement le développement de la feuille si particulière du *Leucobryum* Hampe, dans sa thèse sur les Leucophanées; mais il ne vit pas dans ces plantes l'asymétrie foliaire qu'il décrivit si bien plus tard, en 1908, chez *Polytrichum* Dill..

Enfin Jongmans (33), en 1907, cita quelques cas où l'initiale de la feuille des Mousses a une existence éphémère.

Gœbel (22) en 1915 exprima dans son Organographie l'idée fort juste, trouvée déjà par Hofmeister, que la feuille des Mousses possède d'abord une croissance due à une initiale puis qu'à celle-ci succède une croissance intercalaire.

C'est à cette opinion que je me rallie. J'estime que la cellule initiale d'une feuille ne fonctionne que très peu de temps. Les arguments nouveaux que j'apporte sont d'abord de nature cytologique. La substance chromatique des noyaux des initiales de Mousses se rassemblant en général en une seule masse sphérique, il m'a été facile d'en estimer l'importance. C'est ainsi que chez le *Mnium undulatum* (L.) Weis le diamètre du noyau de la cellule initiale d'une tige était de $7^{\mu},7$ et le diamètre de sa masse chromatique de $4^{\mu},4$. J'ai étudié aussi 3 jeunes feuilles de cette même tige dont les longueurs étaient à peu près de 20, 30 et 60 micra. Le diamètre des initiales de leurs noyaux étaient respectivement de $7^{\mu},7$ — $7^{\mu},2$ — $4^{\mu},4$ — $3^{\mu},8$ à $4^{\mu},4$ et pour les masses chromatiques $4^{\mu},4$ — $3^{\mu},8$ — $2^{\mu},2$ — $1^{\mu},3$ à $2^{\mu},2$. On voit donc que les dimensions absolues des noyaux diminuent. J'ai calculé pour chaque noyau le rapport $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$. J'ai obtenu ainsi

5,3 pour le noyau de l'initiale de la tige, 6,8 pour celui de l'initiale de la feuille de 20 micra de long, 8 pour celui de la feuille de 30 micra et 12,9 pour celui de la feuille de 60μ. J'ai cité plus haut les mesures du même genre que j'ai faites pour *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. et *Barbula ruralis* Hedwig. Dans mon étude d'*Andreaea crassinervia* Bruch, on se rappelle que, dès la seconde feuille (d'une longueur de 1/20 de millimètre), le noyau de l'initiale foliaire ne se distinguait déjà plus des autres noyaux de ce jeune organe. Or l'on sait qu'une cellule dont le noyau se divise souvent possède une masse chromatique considérable. La réduction rapide de la substance chromatique dans le noyau des initiales de feuilles indique donc la disparition de leur faculté reproductrice.

J'ai montré au cours de ce travail, dans toutes les espèces que j'ai étudiées, que les cellules de la pointe de la feuille présentaient de bonne heure des signes de différenciation coïncidant avec un appauvrissement de leur contenu cellulaire et une transformation de leur membrane, qui s'épaissit et change de composition chimique. C'est surtout dans mon étude de *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *Atrichum undulatum* P. Beauv. et *Barbula ruralis* Hedwig que l'on a vu un épaississement considérable empâter les membranes de la pointe foliaire (Chez *Barbula ruralis* Hedwig cette pointe est un poil).

Dans les Andréales une coloration brune apparaît à la pointe des feuilles ; puis elle gagne la base en se propageant plus vite le long de la nervure et des bords. Sur les coupes transversales c'est le centre et la face ventrale de la nervure qui en restent le plus longtemps indemnes. Dans les préparations traitées par le mélange vert d'iode, fuchsine, bleu de méthyle et congocorinthe, j'ai observé toujours le premier signe de la différenciation des membranes sous forme d'une coloration violette. Celle-ci apparaît d'abord, chez les Andréales par exemple, sous forme de points à l'angle des cellules, à l'endroit où se rencontrent les lamelles moyennes, puis elle gagne les lamelles moyennes et enfin toute la membrane. Cette coloration se produit, comme toutes les différenciations, d'abord à la pointe des feuilles. J'ai rarement pu observer la coloration verte, car je ne coupais pas

de feuilles très âgées. Je l'ai pourtant examinée spécialement dans le *Diphyscium foliosum* Mohr, que je n'ai pas décrit dans ce travail. Les vieilles membranes ayant en général une coloration naturelle, on voit mal la coloration verte.

J'ai constaté aussi la continuation du développement dans la base de la feuille, alors qu'il avait cessé depuis longtemps dans la pointe. On peut se rendre compte de ce fait en regardant la planche photographique I qui figure les stades du développement de la feuille de l'*Andreaea crassinervia* Bruch : dans les plus petites feuilles on ne voit pas encore la gaine qui formera la région basilaire. Il faut arriver aux feuilles VII et VIII pour voir le développement de cette partie. L'étude du *Barbula ruralis* Hedwig m'a montré que l'ébauche du poil existe dès la naissance de la feuille et que celui-ci prend d'abord un plus grand développement que celle-là : conclusion en accord avec la description de Debat s'appliquant à d'autres *Barbula* Hedwig pilifères. Cet auteur a été frappé du fait que les jeunes feuilles apparaissent sous forme de poil avant que la lame foliaire ait atteint un développement appréciable. Le poil terminal des feuilles n'est donc pas, comme les dents des marges, une différenciation ultime et d'ordre secondaire, mais cet appendice n'est autre chose que l'extrémité de la feuille très amincie.

J'ai repris l'étude du *Mnium punctatum* (L. Schreb) Hedw. cité par Nägeli comme exemple de Mousse dont la croissance apicale persiste alors que la croissance basilaire s'est éteinte. En réalité l'initiale de cette feuille disparaît de très bonne heure et devient même impossible à retrouver dans des stades encore très jeunes, ainsi que je l'ai montré. Il est vrai que les dernières cellules qui doivent se diviser se trouvent vers la pointe et les marges, mais ceci est une simple particularité spécifique, due à ce que la feuille de cette espèce doit atteindre une forme arrondie à l'état adulte.

J'ai fait voir qu'au début la lame foliaire reste assez en retard dans son développement. C'est ainsi que les jeunes feuilles du *Mnium undulatum* (L.) Weis (voir planche photographique n° II) apparaissent d'abord sous forme de masses, constituées presque uniquement par la nervure, tandis

que la lame foliaire ne prend un développement important qu'assez tard. La planche photographique I, qui représente des feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, démontre le même fait. La nervure n'est donc pas, comme on pourrait le penser à priori, un épaississement de la lame foliaire suivant sa ligne médiane ; c'est bien plutôt la lame foliaire qui n'apparaît que comme un appendice de la nervure, se manifestant d'abord à sa base et gagnant la pointe.

Au sujet du développement de la nervure, j'ai étudié avec grand détail l'*Andreaea crassinervia* Bruch. J'ai montré par là l'utilité des coupes en série, qui permettent de comparer les parties homologues de feuilles à divers stades de leur développement. J'ai fait voir ainsi que la pointe de la feuille, dont la coupe transversale est circulaire, dérive d'un stade dit en quadrants, foncièrement différent du stade dit en éventail, d'où dérive le reste de la feuille de cette *Andreaea*, et la plus grande partie des feuilles de Mousse en général.

Le développement de la nervure des Bryales avait été décrit dans ses grandes lignes par Lorentz. Cet auteur dit que le nombre de cellules fondamentales d'une nervure adulte est égal au nombre des eurycystes, car il n'aurait observé que très rarement la division de ceux-ci par des cloisons radiales [Il ne cite comme exemple que le *Bryum turbinatum* (Hedw.) Br. Eur. dans ses Grundlinien. Il avait pourtant figuré et remarqué chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. un fait semblable.] J'ai pu observer chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. et *Mnium punctatum* (L. Schreb) Hedw. de telles divisions.

Lorentz n'a étudié que le *Timmia austriaca* Hedwig et le *Polytrichum* Dill. au sujet de l'origine des sténocystes (mais dans ce dernier cas les sténocystes sont très particulières). Elles proviendraient, chez *Timmia* Hedwig, d'une cellule-mère dérivée, selon lui, par division d'une cellule de la couche la plus interne des cellules dorsales au moyen d'une cloison péricline. J'ai observé dans les 2 *Mnium* Dill. étudiées et dans *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. que les sténocystes proviennent de 2 cellules-mères appartenant à 2 cellules fondamentales différentes. Dans le *Mnium undulatum* (L.) Weis, ce sont les 2 premières cloisons péri-

clines, apparaissant dans les 2 cellules dorsales primordiales médianes, qui délimitent dorsalement le groupe de sténocystes, alors que les cloisons des cellules fondamentales en marquent les limites latérales (voir cellules en grisé dans la figure 193). Dans le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. et la *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. les cellules correspondant aux cellules-mères des sténocystes du *Mnium undulatum* (L.) Weis se divisent encore par une cloison anticline et ce sont seulement les 2 cellules placées contre le plan médian qui seront les cellules-mères des sténocystes (voir E, figure 201). Les cellules correspondant aux cellules-mères des sténocystes dans les autres cellules fondamentales voisines, et que j'ai désigné par A dans mes dessins et schémas (*fig.* 191, 202 et dans f_{16}, *fig.* 190) restent longtemps indivises.

Pour le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. j'ai trouvé un développement ressemblant à celui des Campylopodées décrites par Lorentz, en partie d'après Sven Berggren. Quand à l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. il rappelle naturellement le *Polytrichum* Dill..

J'ai étudié le développement du poil terminal des feuilles dans le *Barbula ruralis* Hedwig. J'ai montré la formation d'un stade en quadrants, qu'on trouve constamment à la base du poil.

C'est dans le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. que j'ai pu observer le développement des marges foliaires à plusieurs couches. J'ai montré que l'apparition de cette formation se fait d'une façon discontinue, à peu près simultanément de la base à la pointe de la feuille et ne se produit qu'au moment où cet organe a déjà un certain développement : c'est un simple épaississement de la lame foliaire. Ces formations n'ont donc aucun rapport avec la nervure médiane, quant à leur embryogénie, et c'est à tort que Nägeli les désigne sous le nom de nervures marginales.

J'ai découvert dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch et dans l'*Andreaea angustata* Lindberg des initiales à 2 pans chez certaines jeunes feuilles (Voir figure 116 pour *Andreaea crassinervia* Bruch et figures 137 à 139 pour *Andreaea angustata* Lindberg) alors que toutes les feuilles de ces espèces ont en général une initiale à un seul pan. Ce fait est à rapprocher de

celui trouvé par Kühn dans l'*Andreaea petrophila* Ehrh., espèce sans nervure qui présenterait des initiales à un seul pan dans ses feuilles étroites, alors que les feuilles larges posséderaient des initiales à 2 pans comme la majorité des Andréales énerves. Dans les Andréales à nervure que j'ai étudiées ce sont les feuilles qui deviendront larges et engainantes, comme les périchétiales ou les périgoniales, qui doivent posséder une initiale à 2 pans à certains moments de leur développement. On comprend en effet qu'une initiale à 2 pans donne une lame large en forme de coin tandis que les initiales à un pan donnent plutôt des formations aciculaires, telles que les feuilles normales des Andréales à nervure. C'est pourquoi je n'ai trouvé qu'une fois l'indication d'une initiale à 2 pans chez *Andreaea crassinervia* Bruch, à feuilles épaissies vers le haut, tandis que j'en ai trouvé plusieurs chez *Andreaea angustata* Lindberg, à feuilles toujours plus aplaties.

Enfin j'ai observé, dans toutes les espèces que j'ai étudiées, une asymétrie foliaire se manifestant surtout à la base de la feuille (48). Cette asymétrie est due au recouvrement des feuilles les unes par les autres. Le côté recouvert, étant gêné dans son développement, atteint une évolution moins avancée. Lorch avait fort bien décrit cette asymétrie dans la feuille de *Polytrichum* Dill. et l'attribuait à « l'empiétement de la paroi segmentaire en direction anodique » ; en d'autres termes à ce que la cloison qui apparaît dans l'initiale de la tige pour détacher un jeune segment n'est pas parallèle à une face de l'initiale, ce qui fait que les jeunes segments ont un côté plus épais que l'autre. Mais, ainsi que l'a fait remarquer Hofmeister, la paroi qui apparaît dans le jeune segment pour en détacher la cellule initiale d'une feuille compense, par son orientation, l'asymétrie du segment et l'ébauche de la jeune feuille est souvent symétrique. La feuille ne deviendra asymétrique que plus tard, par suite du recouvrement des feuilles l'une par l'autre. Mais comme ce recouvrement est, en somme, une conséquence de l'empiétement de la paroi segmentaire apparaissant dans l'initiale, l'asymétrie foliaire dépend indirectement de cet empiétement. Toutes les Mousses dont les feuilles ne sont pas disposées sur 3 rangs doivent donc présenter cette

asymétrie. Il est par conséquent remarquable que Lorch ne soit pas surpris de ne pas l'avoir rencontrée dans le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper. J'ai pu montrer cette asymétrie par 3 procédés différents. J'ai fait voir également que, dans les très jeunes feuilles de cette espèce, la croissance est surtout dorsale et marginale.

En résumé les résultats principaux de ce travail sont les suivants :

1° La feuille des Mousses n'effectue sa croissance au moyen d'une cellule initiale que tout au début de son développement

2° L'activité multiplicatrice se déplace, au cours de l'ontogénèse foliaire des Mousses, de la pointe à la base de la feuille

3° La pointe de la feuille se différencie de très bonne heure.

4° Certaines Andréales à nervure comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch et l'*Andreaea angustata* Lindberg peuvent posséder quelquefois une initiale à 2 pans dans leur feuille. Ces faits, ajoutés aux observations de Kühn (28) et de Berggren [(26) et (29)] à ce sujet, montrent chez ces végétaux archaïques une tendance très nette vers le mode de croissance foliaire des Mousses plus évoluées.

5° J'ai prouvé par l'embryogénèse du *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig que les marges foliaires ne sont nullement comparables aux nervures.

6° J'ai étudié l'origine du groupe des cellules sténocystes chez diverses Mousses et ai constaté qu'elle n'était pas toujours la même.

7° Enfin j'ai découvert l'asymétrie foliaire chez Leucobryum glaucum (L.) Schimper, qui avait été niée par Lorch (38), et ai ainsi apporté un nouvel argument à sa généralité chez les Mousses.

Fait au laboratoire de Botanique de l'Université de Berne (années 1916 à 1918);

Et au laboratoire de Botanique (Organographie et Physiologie) du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

BIBLIOGRAPHIE

1. Charles Morren, Recherches sur le tissu cellulaire des Mousses, et en particulier sur celui des *Hypnum*. Publié de la page 68 à la page 82 avec 1 planche dans le *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, volume VIII, n° 2, séance du 6 février 1841.

2. Carl Nägeli, Wachsthumsgeschichte der Laub und Lebermoose dans *Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik*, par M.-J. Schleiden und Carl Nägeli. Zweites Heft, Zürich, 1845.

3. Matthias-Jacob Schleiden (a. ö. Professor zu Jena), *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. Erste Auflage; Zweiter Teil, 1843. Zweite Auflage, Zweiter Teil, 1846. Dritte Auflage, Zweiter Teil, 1850. Vierte Auflage, 1861.

4. M.-J. Schleiden, *De notione folii et caulis*. Programma quo ad audiendam orationem die XXIV M Julii Hora XI munus professoris medicinae ordinarii sibi demandati rite auspicaturus observatissimi invitat M.-J. Schleiden D. Jenae. — Typis Branii MDCCCXLIX. — Thèse de 10 pages. La description du développement de la feuille du *Sphagnum squarrosum* Pers. se trouve de la page 7 à la page 10.

5. William-Philippe Schimper, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes, publié dans le tome XV des *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences*, 1857.

6. Wilhelm Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptopamen (Moose, Farrn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen*, publié à Leipzig chez Friedrich Hofmeister en 1851.

7. Carl Nägeli und Carl Cramer, *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*. Zürich, 1855, chez Friedrich Schulthess.

8. William-Philippe Schimper, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes (*Sphagnum* L.). Paris, Imprimerie Impériale, 1857, extrait du tome XV des *Mémoires présentés par divers savants à l'Acadé-*

mie des Sciences (Pour le développement de la feuille, voir de la page 33 à la page 36).

9. Dr. William-Philippe Schimper, *Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose (Sphagnum) und einer Monographie der in Europa vorkommenden Arten dieser Gattung.* Stuttgart, E. Schweizerbart's Verlagshandlung, 1858 (Il traite du développement de la feuille de la page 39 à 41).

10. Paul-Günther Lorentz, *Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose,* avec planches I à IV, 1863. C'est la première partie d'un ouvrage formé de 3 parties reliées ensemble en 1864 sous le titre de *Moostudien* à Leipzig.

11. P.-G. Lorentz, Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose, publié dans le volume VI des *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* herausgegeben von Dr. N. Pringsheim. Leipzig, 1867-1868.

12. P.-G. Lorentz, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte von *Timmia austriaca* avec la planche X dans le *Botanische Zeitung,* année 1867, nº 47 du 22 novembre 1867, pages 369 à 374.

13. P. G. Lorentz, Studien zur Naturgeschichte einiger Laubmoose (Vorgelegt in der Sitzung vom 5 Juni 1867) (Mit 6 Tafeln 17-22), publié de la page 657 à 686 dans les *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien,* 1867.

14. P.-G. Lorentz, Studien zur vergleichende Anatomie der Laubmoose, publié dans le journal *Flora* appelé encore *Allgemeine botanische Zeitung,* Regensburg, 1867, nº 16, pages 241 à 248, nº 17, pages 257 à 264, nº 19, page 289 à 297, nº 20, pages 305 à 313. Dans une seconde série il étudie l'anatomie comparée de quelques Funariacées et Splachnacées dans nº 33, pages 526 à 528, nº 34, pages 529 à 540, nº 35, pages 545 à 558.

15. Hubert Leitgeb, Zur Kenntniss des Wachsthums von *Fissidens* (Mit 2 Tafeln), publié dans les *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften,* LXIX Band. I Abtheilung. Jahrgang, 1874, pages 47 à 69. V Sitzung vom 12 Februar, 1874.

16. L. Debat, De l'évolution des organes appendiculaires chez les Fissidentiacées, publié de la page 13 à la page 15, avec 1 planche dans les *Annales de la Société botanique de Lyon,* 5e année (1876-1877), séance du 16 novembre 1876. Paru à Lyon en 1878.

17. L. Debat, Recherches sur le développement des filaments et des lamelles chez les feuilles des « *Barbula* », des « *Pottia* » et des « Polytrichacées », publié de la page 151 à la page 169 avec 2 planches dans les *Annales de la Société botanique de Lyon,* 5e année (1876-1877), séance du 3 mai 1877. Paru à Lyon en 1878.

18. KARL GOEBEL, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose. Publié de la page 92 à la page 104 dans le volume 76 (Ergänzungsband zum Jahrgang, 1892) de *Flora oder allgemeine botanische Zeitung*, Marburg.

19. DR. WILHELM LORCH, Die Polytrichaceen. Eine biologische Monographie (*Abhandlungen der Königliche bayerische Akademie der Wissenschaften*, 2te Klasse XXIII, 1908, p. 445-446 avec 65 figures).

20. WILHELM HOFMEISTER, *Allgemeine Morphologie der Gewächse* (page 529 pour le développement de la feuille de *Sphagnum* et page 530 pour celui de *Mnium punctatum* qu'il appelle *undulatum* par erreur). Cet ouvrage est la première partie, 2e section, du *Handbuch der Physiologischen Botanik* fait en collaboration avec A. de Bary, Th. Irmisch et J. Sachs. Publié par W. Hofmeister.

21. CARL MÜLLER, « Musci » dans *Die naturlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten...*, begründet von A. Engler und K. Prantl. I Teil-Abteilung 3. I Hälfte. Leipzig, 1909 (pages 187 à 202 pour le développement de la feuille des Mousses).

22. KARL GOEBEL, *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*, Zweite Auflage. Zweiter Teil. Heft I, Bryophyten. Iena, 1915.

23. REYNOLDS VAIZEY, On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell wall in Mosses (*Annals of Botany*, vol. I, 1887-88, p. 147-152).

24. ROBERT MIRANDE, Sur le carmin aluné et son emploi, combiné avec celui du vert d'iode, en histologie végétale. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, année 1920.

25. JACQUES POTTIER, *Sur la dissymétrie de structure de la feuille du Mnium spinosum (Voit.) Schwägrichen*. Berne, 1917.

26. SVEN BERGGREN, Studier öfver moosornas byggnad och utveckling af S. Berggren, 30 pages et 2 planches dans les *Acta Universitatis Lundensis* (Lunds Universitets Års Skrift för År, 1867).

27. K. GUSTAV LIMPRICHT, *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas und Sibiriens*. C'est le 4e volume (Vierter Band) de la grande flore de Rabenhorst. *Kryptogamen Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*.

28. EMIL KÜHN, Zur Entwickelungsgeschichte der Andreaeaceen. Inaugural Dissertation. Leipzig, 1870, paru dans *Schenk und Luerssen*. — *Mittheilungen aus der Gesamtgebiete der Botanik*, 1871, I Heft avec 10 planches lithographiées.

29. SVEN BERGGREN, Analyse de la thèse de Kühn dans le *Botanische Zeitung* de 1872, pages 444 à 448 et 462 à 464.

30. Abbé F. Morin, *Anatomie comparée et expérimentale de la famille des Muscinées. Anatomie de la nervure appliquée à la classification.* Rennes, 1893, in-4, 139 pages avec 24 planches.

31. Jacques Pottier, La parenté des Andréacées et des Hépatiques et un cas tératologique qui la confirme (*Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Paris,* année 1920, n° 4, pages 337 à 344, séance du 29 avril 1920).

32. Karl Gœbel, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose (page 92 à 104), dans le tome 76 de *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung.* Marburg, 1892 (Ergänzungsband zum Jahrgang, 1892).

33. W.-J. Jongmans, Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. *Recueil des travaux botaniques néerlandais,* publié par la Société botanique néerlandaise. Volume III. Livraisons 1-2 (pages 67 à 162). Nimègue, 1907.

34. Hugo von Mohl, Anatomische Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum,* nebst einem Nachtrage über den Bau der Blätter von *Dicranum glancum* und *Octoblepharum albidum.* Publié dans *Flora oder allgemeine botanische Zeitung.* Regensburg, 1838, tome IV-1, pages 337 à 390. On trouvera ce qui concerne *Leucobryum* à la page 380 sous la rubrique : Zusatz zu vorstehenden Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum,* betreffend den Bau der Blätter von *Dicranum glaucum* und *Octoblepharum albidum* (Geschrieben im November, 1837).

35. L.-C. Treviranus, « Ueber den Bau einiger Laubmoose », avec une planche dans *Linnaea* de 1841 (On y parle des Leucophanées aux pages 300, 301 et 302).

36. Karl Müller, Ueber die Laubmoosgruppe der *Leucophaneen* Hampe. Publié dans *Linnaea,* volume XVII, 1843, pages 315 à 322, avec planche X.

37. Hugo von Mohl, *Vermischte Schriften,* 1845, pages 310 à 313 pour *Leucobryum.*

38. Wilhelm Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose (page 424 à 465 dans *Flora oder allgemeine botanische Zeitung,* 78 Band, 1894. C'est sa thèse de doctorat soutenue à Munich (Pour *Leucobryum glancum,* voir de la page 425 à la page 434).

39. Carl Correns (a. ö. Professor der Botanik in Tübingen). *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge.* Mit 187 Abbildungen. Jena. Verlag von Gustav Fischer, 1899 (pages 45 à 50 pour le *Leucobryum glancum* (L.) Schimp.).

40. J. Cardot, *Recherches anatomiques sur les Leucobryacées.* Cherbourg,

1900 (Spécialement pages 10 et 11 pour *Leucobryum glancum* (L.) Schimp. et planches II et III).

41. William-Holmes Burrel, Notes on a form of *Leucobryum glancum* (L.) Schimp.. Sch. Norwich Trans. N. Soc., 1908.

42. L. Ljubitzkaja, Recherches sur les formes du *Leucobryum glancum* (L.) Schimp. *Bulletin du Jardin impérial de botanique Pierre le Grand*, XIV, p. 351-419, 1914.

43. Jacques Pottier, Sur la généralité de l'asymétrie foliaire chez les Mousses, page 475 dans le vol. 170, n° 8 (séance du 23 janvier 1920), des *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*.

PLANCHES

EXPLICATION DES FIGURES

Tous les dessins (sauf les schémas) ont été faits à la chambre claire, le plus exactement possible, cellule par cellule, même les figures 129, 195 et 291, ainsi que les planches doubles XIII et XV.

Planche I.

Fig. 1 et 2. — Coupes transversales passant par les cellules initiales de 2 tiges, entourées de leurs feuilles, d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 600 fois.

Planche II.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 3 à 5 (feuille II). — Fig. 6 à 14 (feuille III). — Fig. 15 à 29 (feuille IV).

Planche III.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 30 à 50 (feuille V). — Fig. 51 à 53 (Pointe de la feuille VI).

Planche IV.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 54 à 63 (Bas de la feuille VI). — Fig. 64 à 71 (Pointe de la feuille VII).

Planche V.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 72 à 89 (Suite de la feuille VII).

Planche VI.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 90 à 92 (Base de la feuille VII). — Fig. 93 à 101 (feuille VIII).

Planche VII.

Fig. 102 à 113. — Coupes transversales dans la feuille IX d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. La figure 113 montre la base de la feuille IX se soudant à la tige.

Fig. 114 et 115. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 620 fois.

Planche VIII.

Fig. 116 à 119. — Jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 120, 121 et 123 à 128. — Contours de jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 54 fois.

La figure 122 représente, au grossissement de 620 fois, la pointe de la feuille d'*Andreaea crassinervia* Bruch, dont la figure 121 indique le contour.

Planche IX.

Fig. 129. — Feuille adulte d'*Andreaea angustata* Lindberg, vue à plat, grossie 118 fois.

Fig. 130 à 132. — Pointes de feuilles adultes d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 133 à 136. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

Planche X.

Fig 137 à 139. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 140 à 156. — Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois. — Feuille I (Fig. 140 à 146). — Feuille II (Fig. 147 à 155). — Cellule initiale de la feuille III (Fig. 156).

Planche XI.

Fig. 157 à 170. — Coupes transversales de la feuille III d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois. Les figures 171 et 172 montrent l'insertion des feuilles f_1 et f_4 sur la tige.

Planche XII.

Fig. 173 à 189. — Coupes transversales de la feuille IV d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois.

Planche XIII.

Fig. 190. — Coupe transversale passant par la cellule initiale d'une tige entourée de ses feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weiss, grossie 450 fois.

Planche XIV.

Fig. 191 à 192. — Schémas pour expliquer le développement de la nervure du *Mnium undulatum* (L.) Weiss.

Planche XV.

Fig. 194. — Coupe transversale de tige de *Mnium punctatum* (L.) Weiss, pratiquée à 60 micra de distance de la coupe représentée par la figure 190.

Planche XVI.

Fig. 195. — Feuille adulte de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossie 50 fois (Elle avait $3^{mm},6$ de long et $2^{mm},5$ de large).

Planche XVII.

Fig. 196. — Pointe et cellule initiale d'une jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, de 1/40 de millimètre de longueur, grossie 300 fois.

Fig. 197. — Pointe d'une jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig. Cette feuille avait $0^{mm},46$ de longueur et $0^{mm},28$ de largeur.

Fig. 198. — Coupe transversale d'une feuille adulte de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossie 450 fois.

Planche XVIII.

Fig. 199, coupe (vers le milieu) et fig. 200, coupe (vers la base) d'une assez jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossies 300 fois.

Planche XIX.

Fig. 201 et 202. — Schémas pour expliquer le développement de la nervure foliaire chez le *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig.

Fig. 203. — Schéma d'une coupe transversale de marge foliaire bien développée

Planche XX.

Fig. 204 à 205. — Coupes transversales de feuilles ou de nervures foliaires de *Funaria hygrometica* (L.) Sibth, grossies 300 fois.

Planche XXI.

Fig. 225 à 246. — Coupes transversales de feuilles ou de nervures foliaires de *Funaria hygrometica* (L.) Sibth, grossies 300 fois.

La figure 230 montre la fusion d'une nervure foliaire avec la tige et la sortie d'un rameau latéral.

Planche XXII.

Fig. 247 et 248. — Coupes transversales de nervures foliaires de *Funaria hygrometrica* (L.). Sibth, grossies 300 fois.

Fig. 249 à 265. — Coupes transversales de feuilles de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

Planche XXIII.

Fig. 266 à 282. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

Planche XXIV.

Fig. 283 à 289. — Coupes transversales dans les feuilles ou les nervures foliaires de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

Fig. 290. — Coupe transversale dans une oreillette de la base foliaire de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossie 300 fois.

Planche XXV.

Fig. 291. — Feuille d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., vue à plat, grossie 50 fois.

Planche XXVI.

Fig. 292 à 312. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossies 300 fois.

Planche XXVII.

Fig. 313 à 323. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossies 300 fois.

Fig. 324. — Coupe transversale dans la marge foliaire d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossie 300 fois.

Planche XXVIII.

Fig. 325. — Coupe transversale de nervure foliaire de *Barbula aciphylla* Br. Eur., grossie 450 fois.

Fig. 326 à 350. — Coupes transversales dans le poil terminal ou la partie supérieure de la feuille de *Barbula ruralis* Hedwig, grossie 620 fois.

Planche XXIX.

Fig. 351 à 358. — Coupes transversales dans le poil terminal ou la feuille de *Barbula ruralis* Hedwig, grossies 620 fois.

Fig. 359. — Coupe transversale de bourgeon de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, passant par l'initiale de la tige, grossie 300 fois.

Fig. 360. — Coupes de la feuille 5 de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, plus près de la pointe de celle-ci que la coupe de cette feuille se trouvant dans la figure 359.

Fig. 361. — Coupe longitudinale d'une jeune feuille de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, grossie 300 fois.

Planche XXX.

Fig. 362 à 365. — Contours de coupes en série faites de la pointe à la base d'un jeune bourgeon de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, grossies 52 fois.

Fig. 366 et 367. — Coupes longitudinales de 2 sommets de tiges de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, grossies 300 fois.

Fig. 368. — Coupe transversale de feuille adulte de *Leucobryum glancum* (L.) Schimper, grossie 54 fois.

Planche photographique I.

Série de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, reconstituées en plastiline et vues par la face ventrale.

Fig. I à VIII grossies 200 fois.

Fig. IV *bis* et V *bis* grossies 240 fois.

Les figures IVbis et V^{bis} représentent les feuilles IV et V vues de profil.

La figure VIIIbis montre la feuille VIII sous une autre orientation.

Planche photographique II.

Série de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weiss reconstituées en plastiline et vues par la face ventrale.

Fig. I à XIII grossies vers 108 fois.

Les modèles VIbis, IXbis et XIbis sont les modèles VI, IX et XI vus sous une autre orientation.

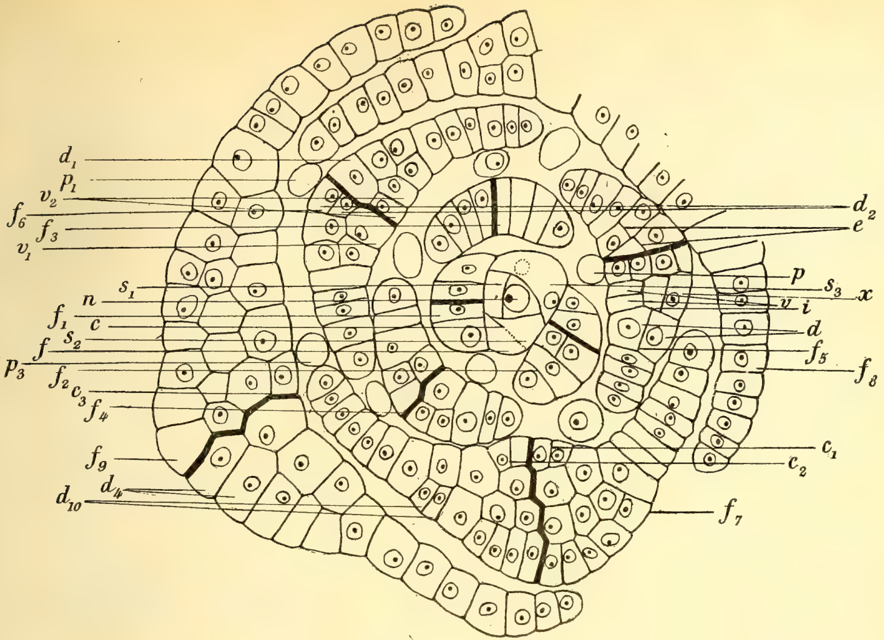


Fig. 1

f_5 f_8 f_3 f_6 f_7 f_2 f_4 f_1 f_9

Fig. 2



Fig. 3

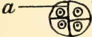


Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9

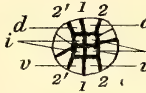


Fig. 10

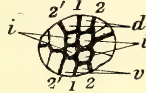


Fig. 11

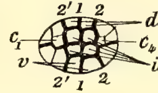


Fig. 12

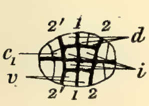


Fig. 13

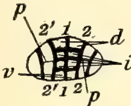


Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17

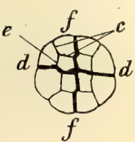


Fig. 18

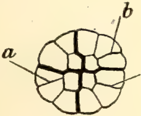


Fig. 19

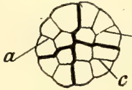


Fig. 20

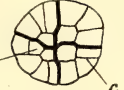


Fig. 21

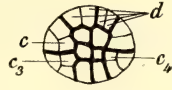


Fig. 22

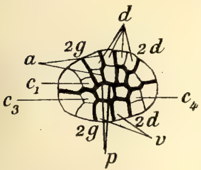


Fig. 23

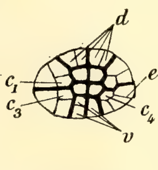


Fig. 24

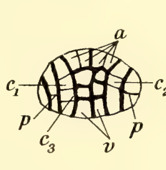


Fig. 25

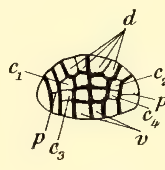


Fig. 26

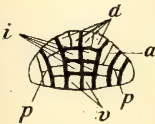


Fig. 27

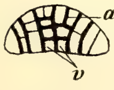


Fig. 28

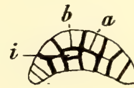
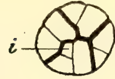


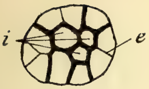
Fig. 29

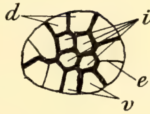

Fig. 30

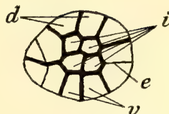

Fig. 31

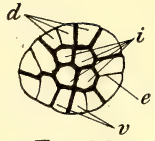

Fig. 32

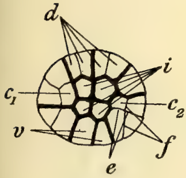

Fig. 33

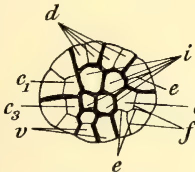

Fig. 34

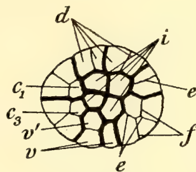

Fig. 35

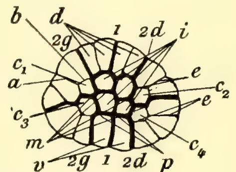

Fig. 36

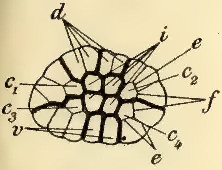

Fig. 37

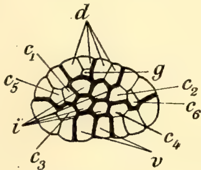

Fig. 38

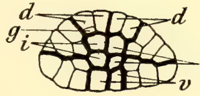

Fig. 39

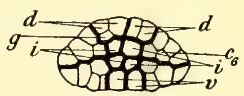

Fig. 40

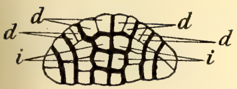

Fig. 41

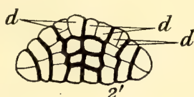

Fig. 42

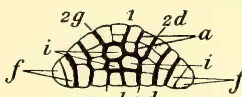

Fig. 43

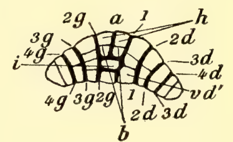

Fig. 44


Fig. 45


Fig. 46


Fig. 47


Fig. 48


Fig. 49

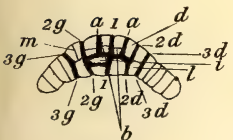

Fig. 50


Fig. 51


Fig. 52


Fig. 53

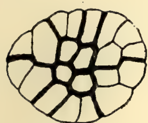


Fig. 54

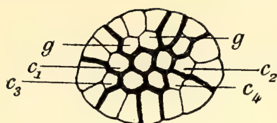


Fig 55

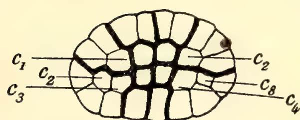


Fig. 56

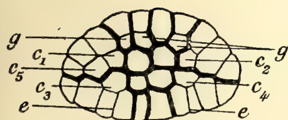


Fig. 57

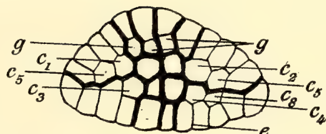


Fig. 58

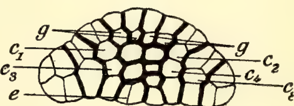


Fig. 59

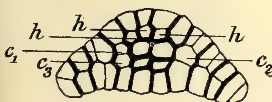


Fig. 60

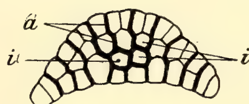


Fig. 61

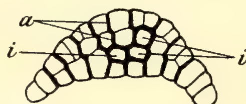


Fig. 62

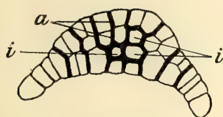


Fig. 63

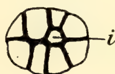


Fig. 64

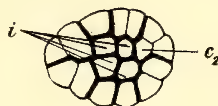


Fig. 65

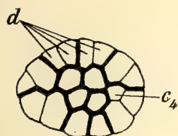


Fig. 66

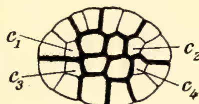


Fig. 67

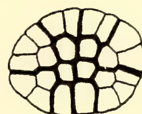


Fig. 68

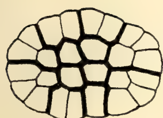


Fig. 69

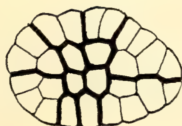


Fig. 70

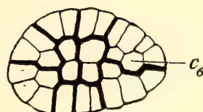


Fig. 71

Fig. 72

Fig. 73

Fig. 74

Fig. 75

Fig. 76

Fig. 77

Fig. 78

Fig. 79

Fig. 80

Fig. 81

Fig. 82

Fig. 83

Fig. 84

Fig. 85

Fig. 86

Fig. 87

Fig. 88

Fig. 89

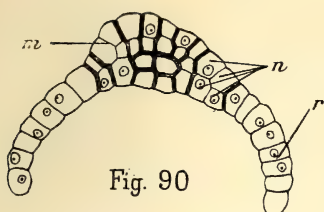


Fig. 90

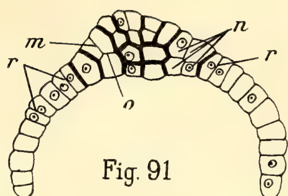


Fig. 91

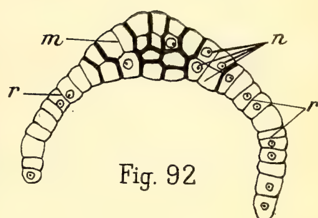


Fig. 92

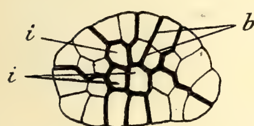


Fig. 93

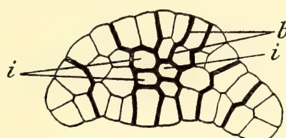


Fig. 94

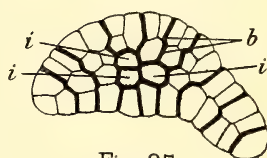


Fig. 95

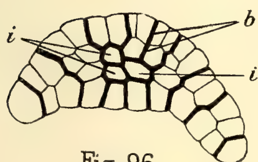


Fig. 96

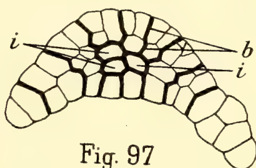


Fig. 97

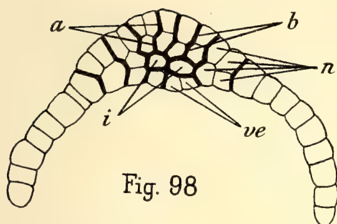


Fig. 98

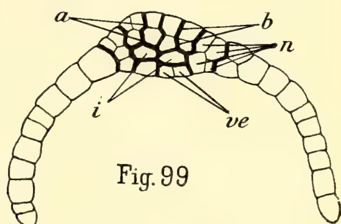


Fig. 99

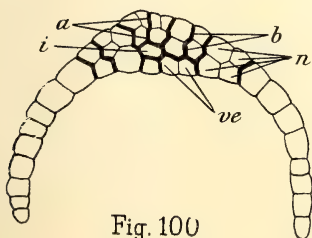


Fig. 100

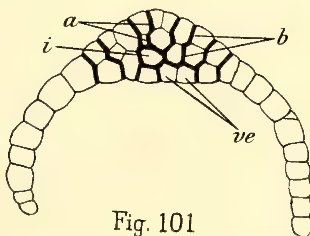
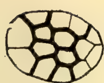
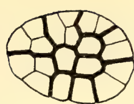
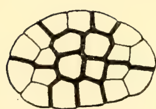
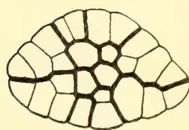


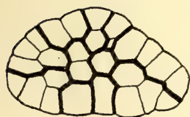
Fig. 101

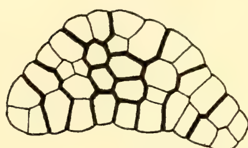

Fig. 102

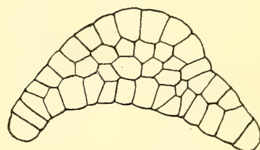

Fig. 103

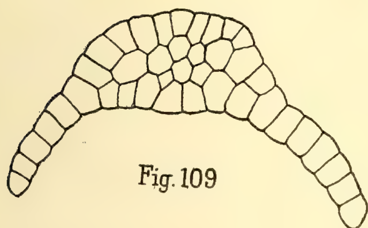

Fig. 104

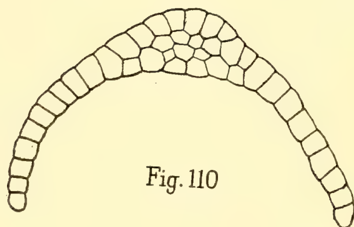

Fig. 105

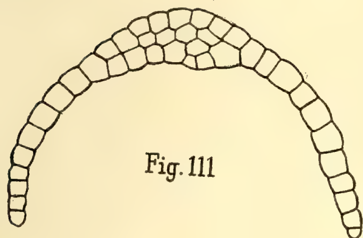

Fig. 106

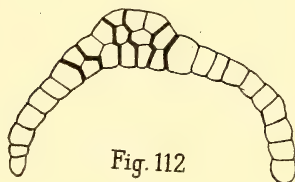

Fig. 107


Fig. 108


Fig. 109


Fig. 110


Fig. 111


Fig. 112

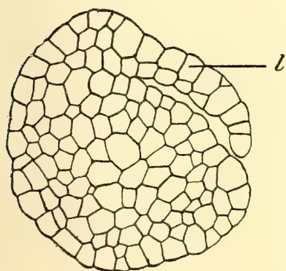


Fig. 113

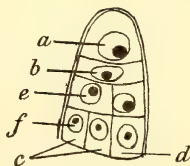


Fig. 114

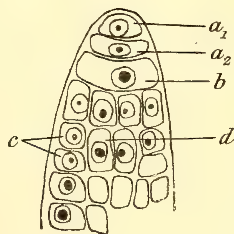


Fig. 115

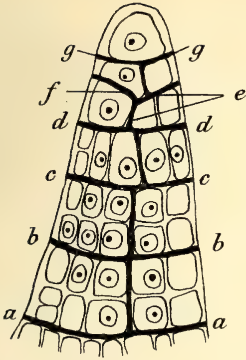
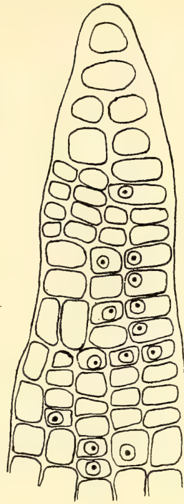
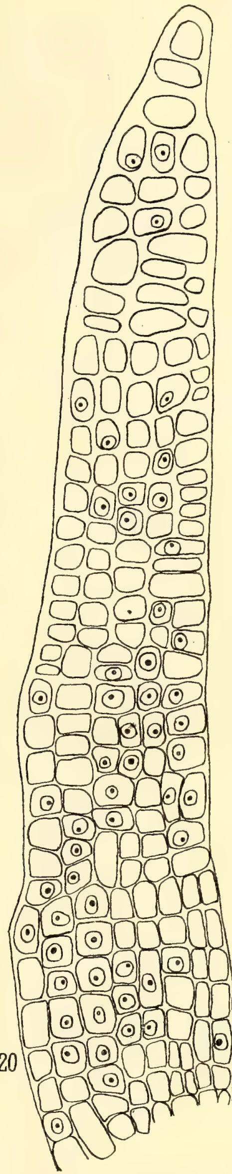
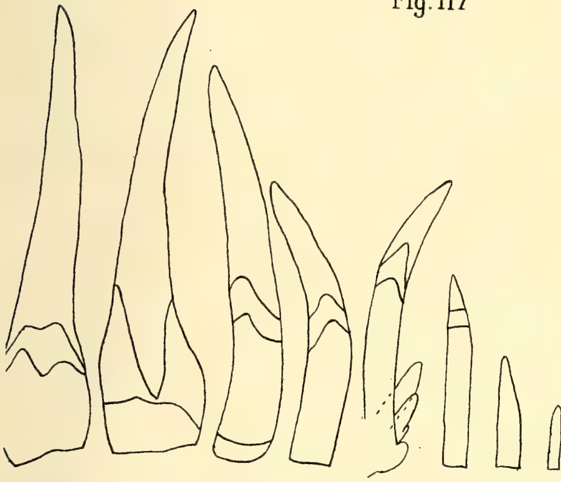


Fig. 116


Fig. 117


Fig. 118


Fig. 128 Fig. 127 Fig. 126 Fig. 125 Fig. 124 Fig. 123 Fig. 121 Fig. 120

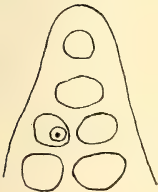

Fig. 122


Fig. 119

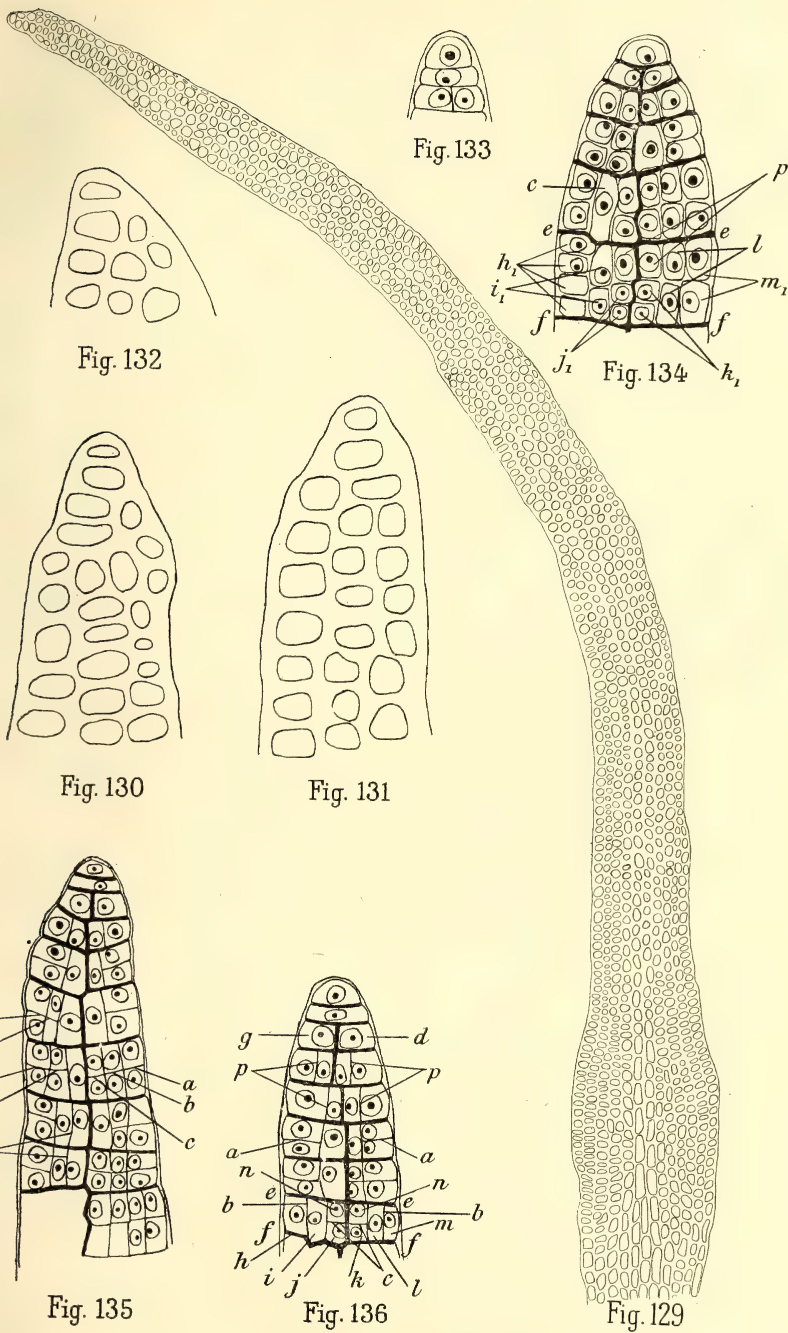


Fig. 129

Fig. 130

Fig. 131

Fig. 132

Fig. 133

Fig. 134

Fig. 135

Fig. 136

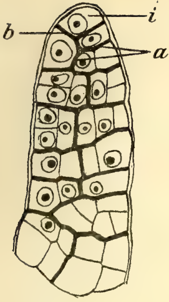


Fig. 137

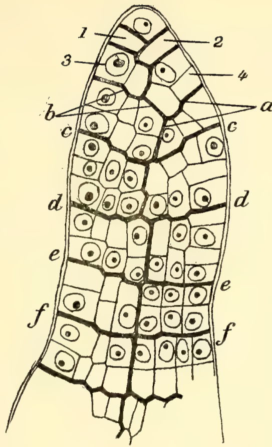


Fig. 138

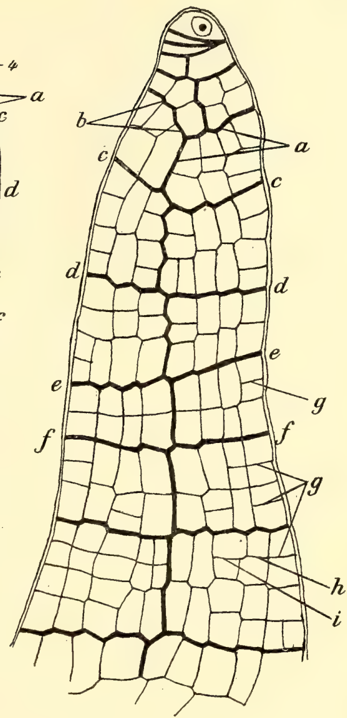


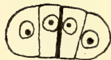
Fig. 139



Fig. 140



Fig. 141


Fig. 142

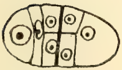
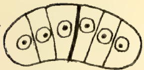
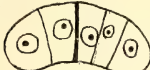

Fig. 143


Fig. 144


Fig. 145


Fig. 146

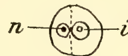


Fig. 147


Fig. 148


Fig. 149


Fig. 150


Fig. 151


Fig. 152


Fig. 153


Fig. 154

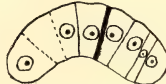
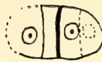
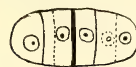
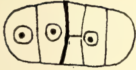

Fig. 155

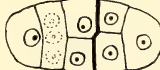

Fig. 156

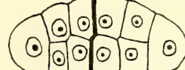

Fig. 157


Fig. 158


Fig. 159


Fig. 160


Fig. 161


Fig. 162

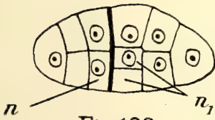
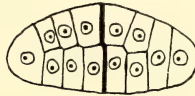
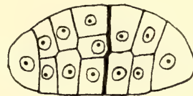
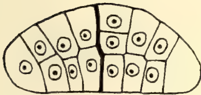
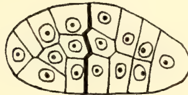


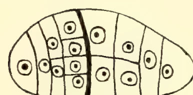
Fig. 163

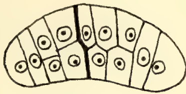

Fig. 164

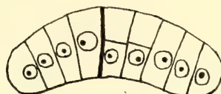

Fig. 165


Fig. 166


Fig. 167


Fig. 168


Fig. 169


Fig. 170

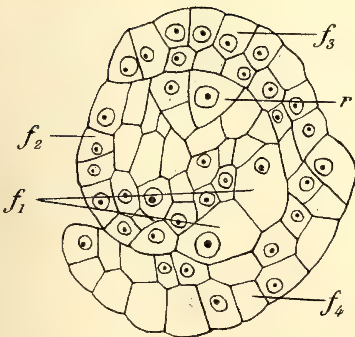


Fig. 171

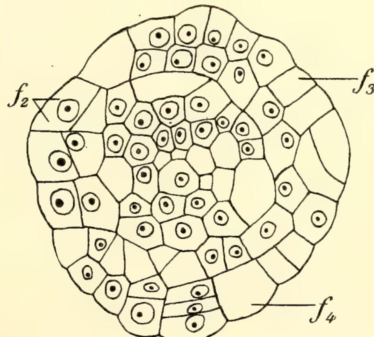
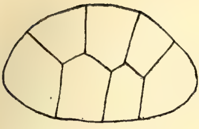
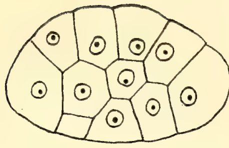
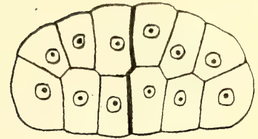
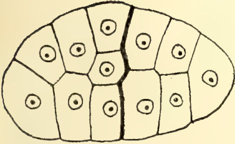


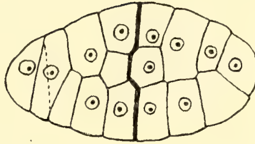
Fig. 172

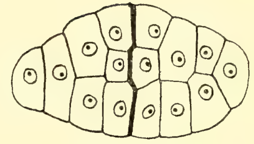

Fig. 173

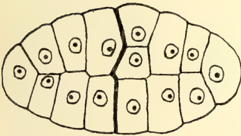

Fig. 174

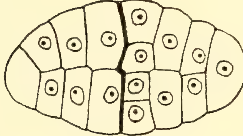

Fig. 175

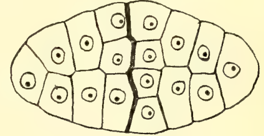

Fig. 176

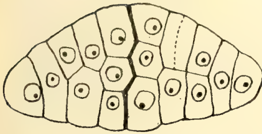

Fig. 177

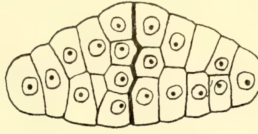

Fig. 178

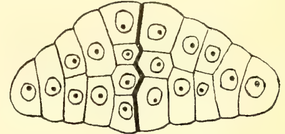

Fig. 179

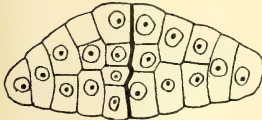

Fig. 180

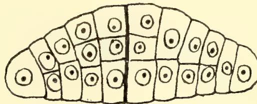

Fig. 181

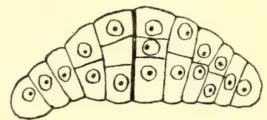

Fig. 182

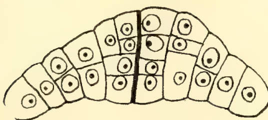

Fig. 183

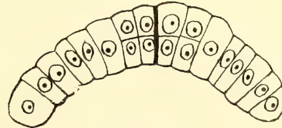

Fig. 184


Fig. 185


Fig. 186


Fig. 187


Fig. 188


Fig. 189

e

c

c′

F_{17}

d′

e′

F_{9}

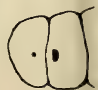
i

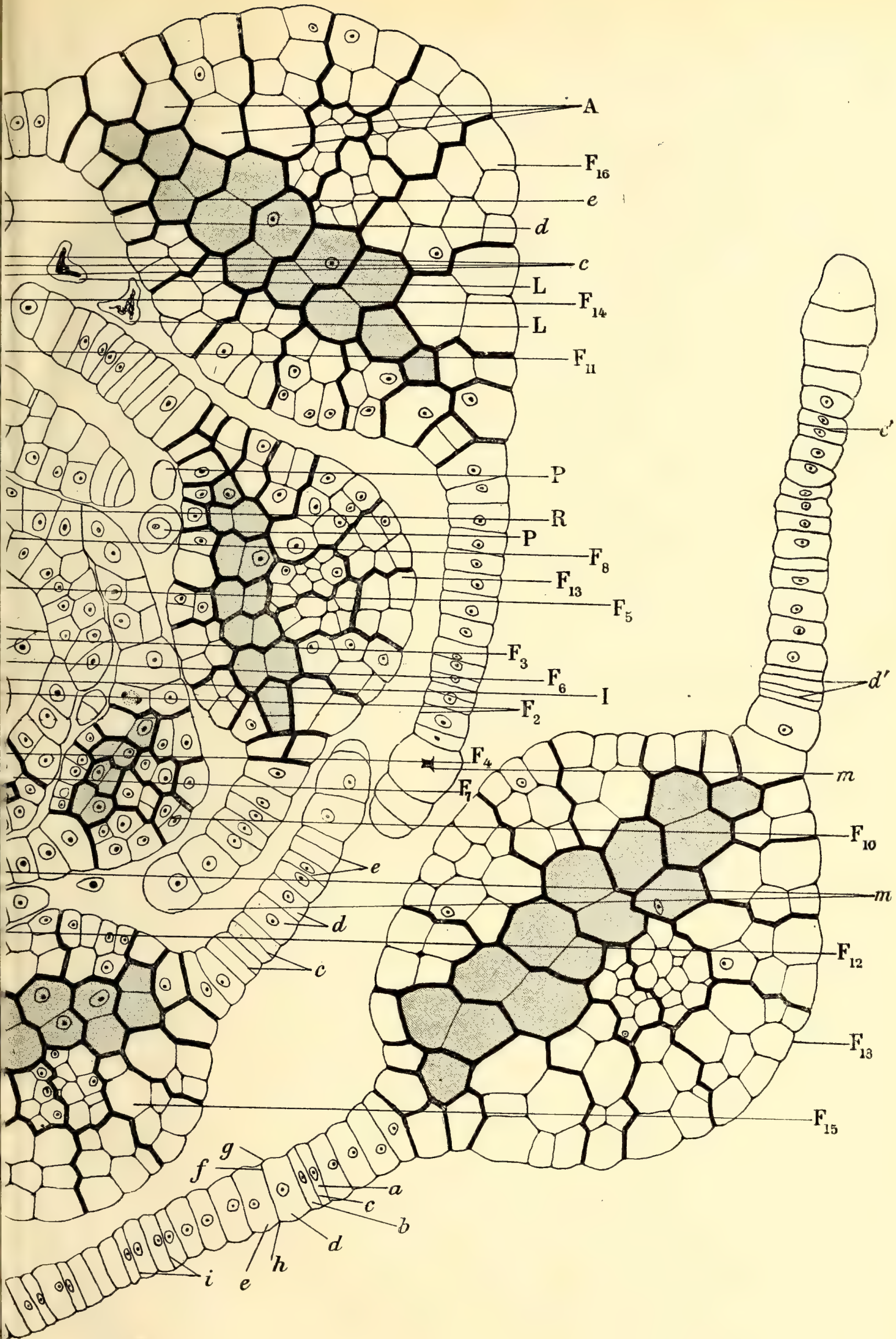
d′

c′

e′

Fig. 190




A
F_{16}
e
d
c
L
F_{14}
L
F_{11}
c'
P
R
P
F_8
F_{13}
F_5
F_3
F_6
I
d'
F_2
F_4
m
F_7
F_{10}
e
m
d
F_{12}
c
F_{13}
F_{15}
g
f
a
c
b
d
h
i
e

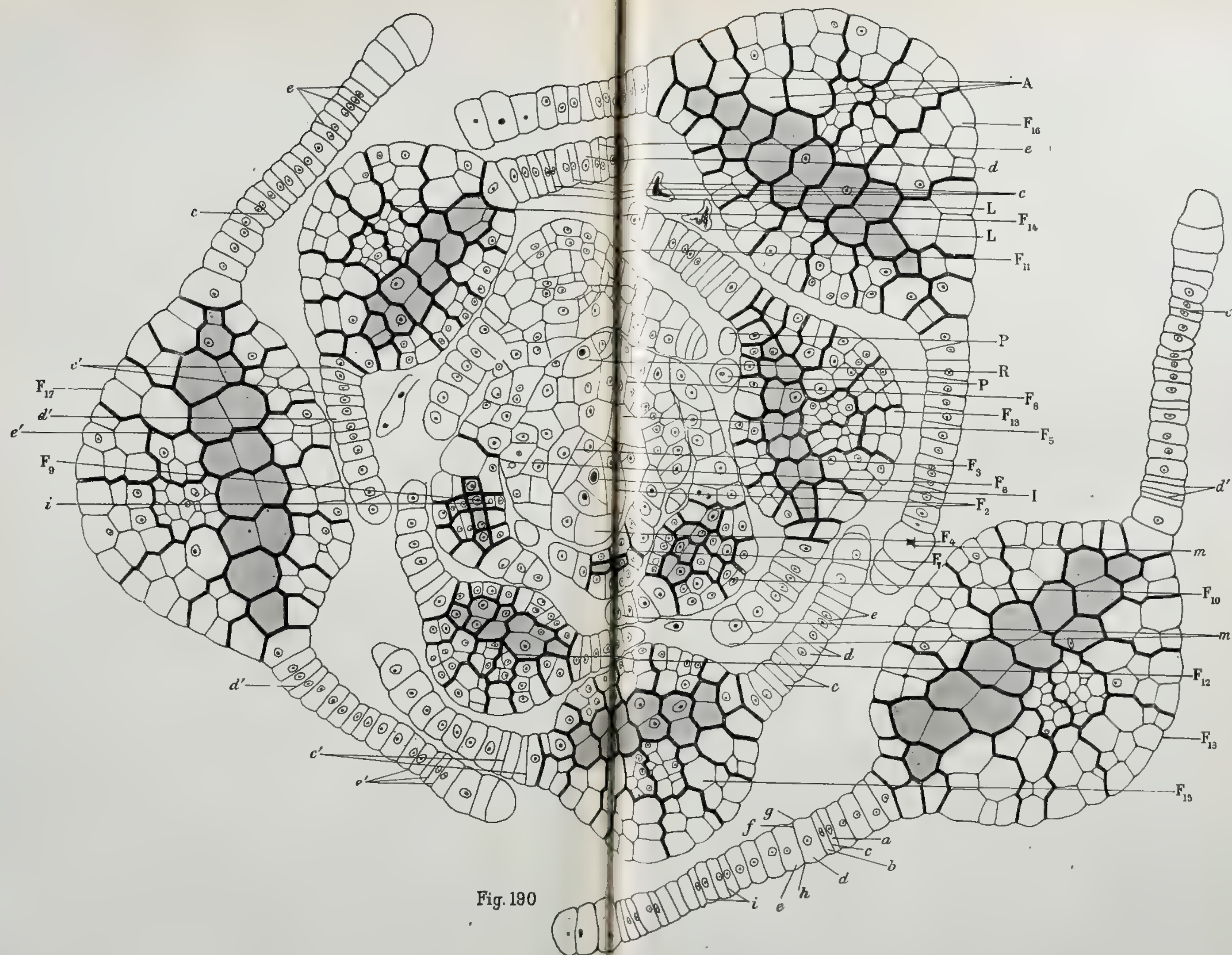

e
A
F16
e
d
c
c
L
F14
L
F11
c'
P
R
P
F8
F17
F13
d'
e'
F5
F9
F3
F6
i
I
F2
F4
F1
m
F10
e
m
d
F12
d'
c
F13
c'
e'
F15
g
f
a
c
b
d
h
e
i

Fig. 190

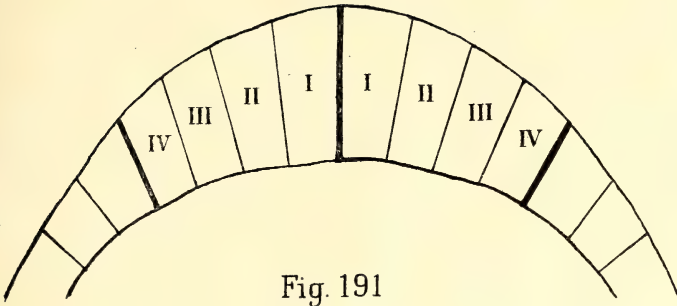


Fig. 191

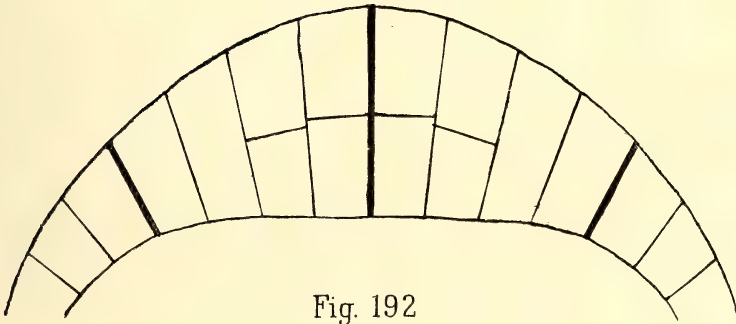


Fig. 192

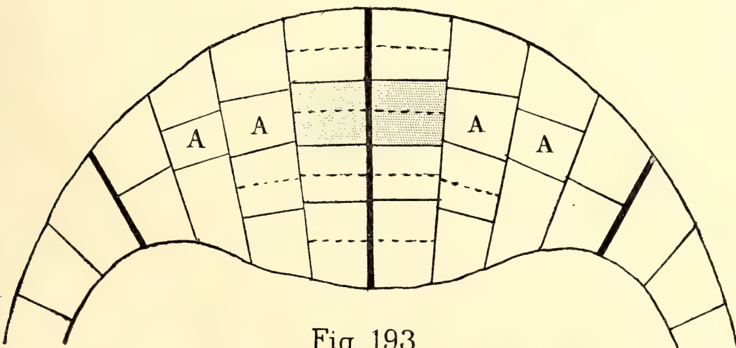


Fig. 193

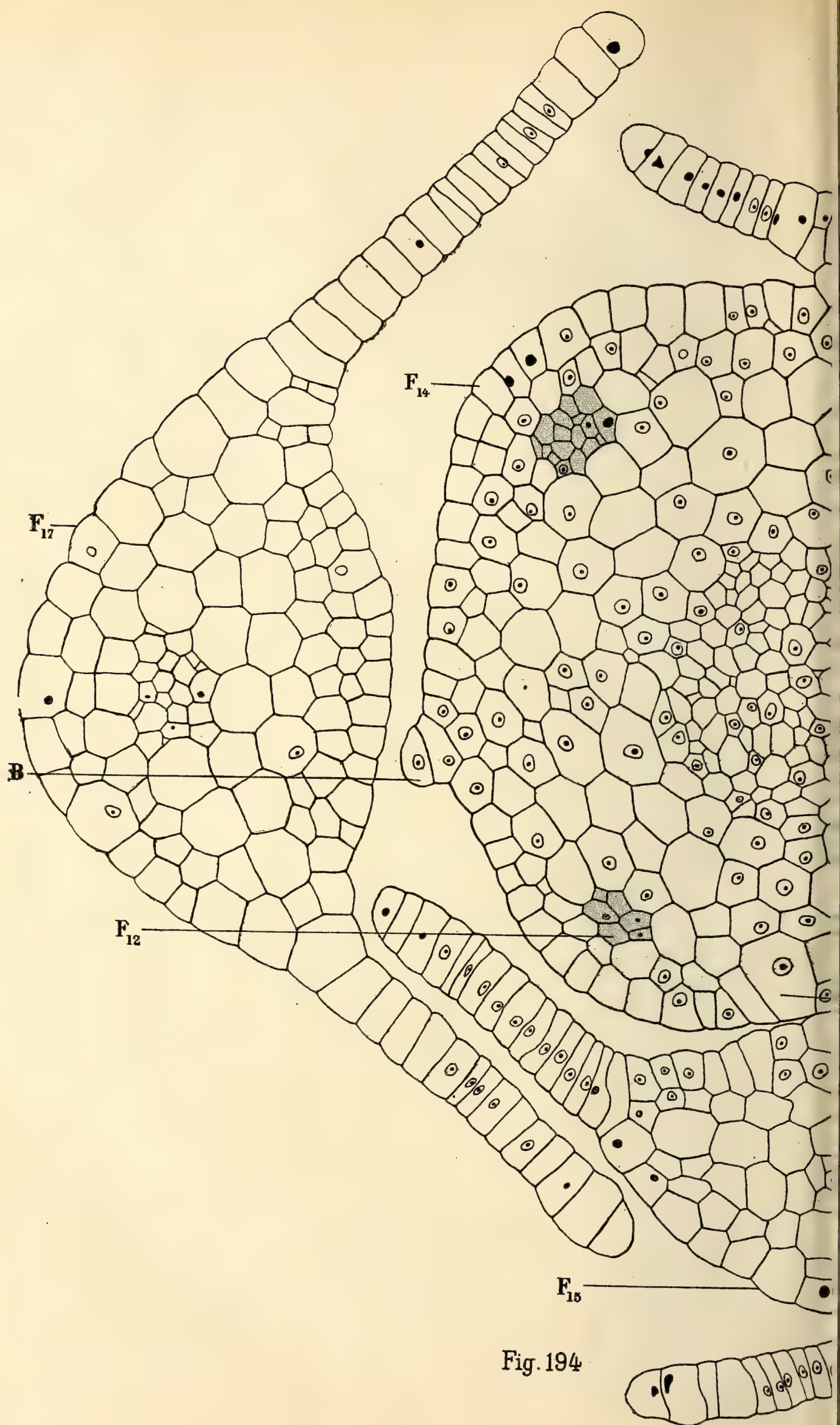
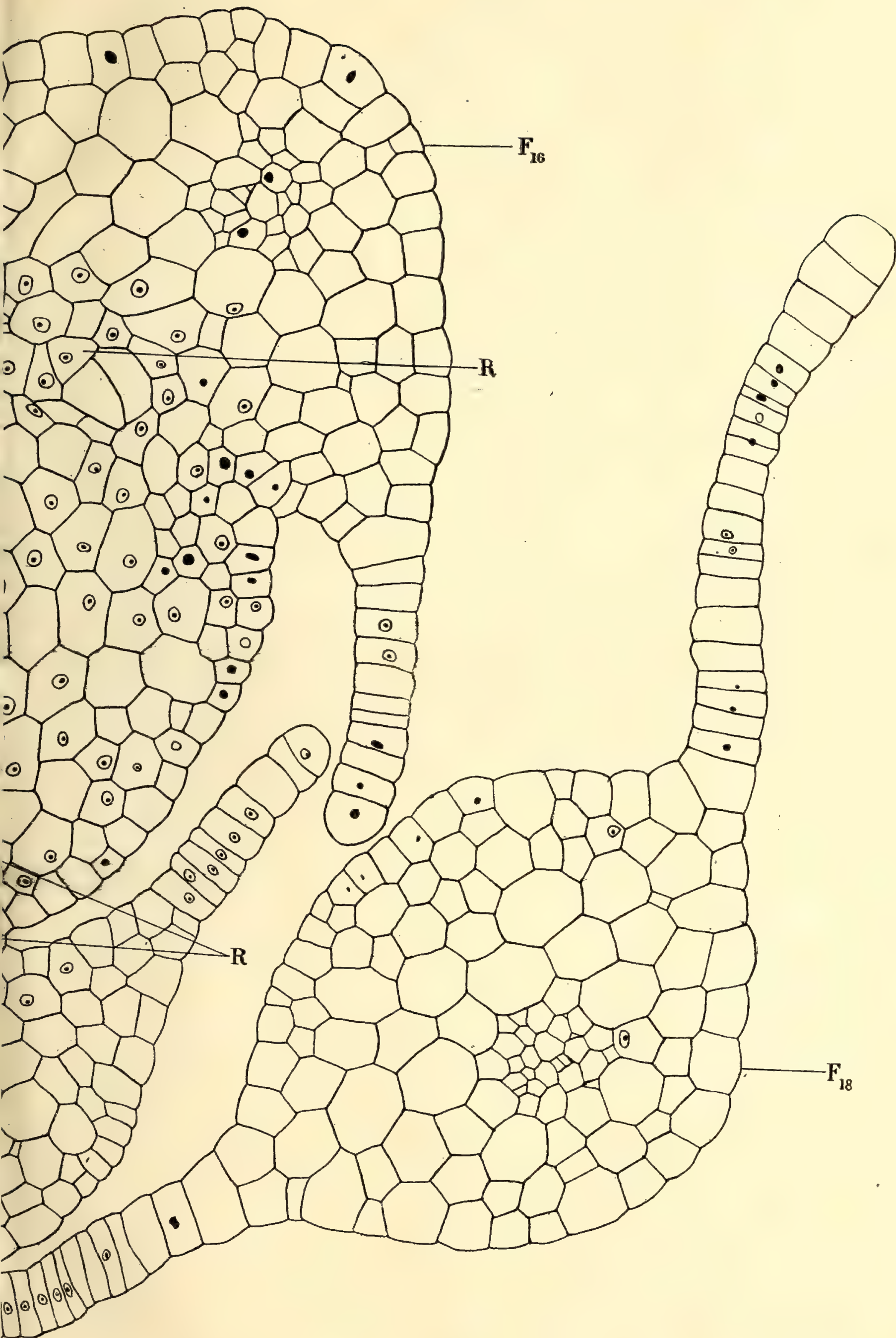


Fig. 194



F_{16}
R
R
F_{18}

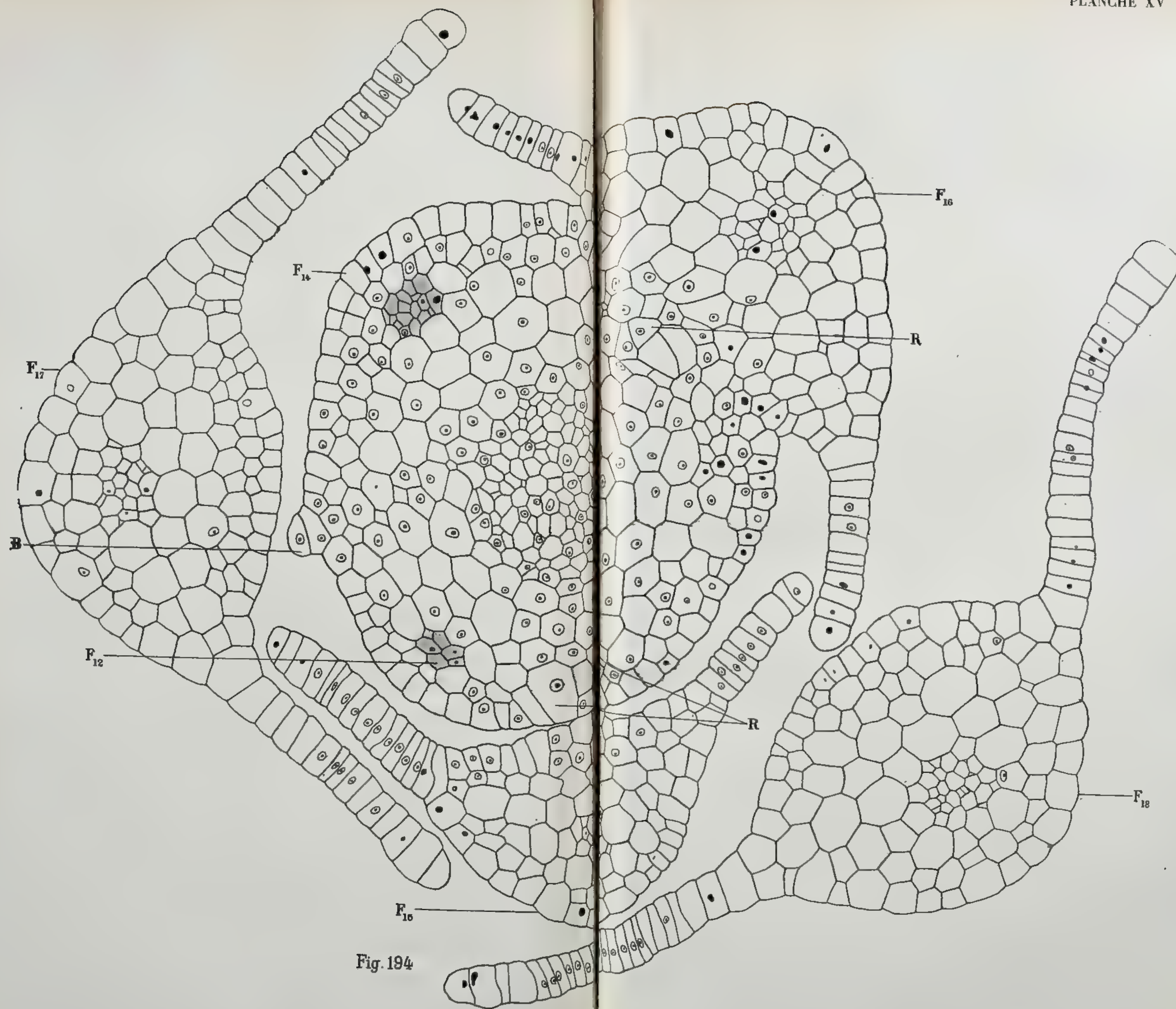


Fig. 194

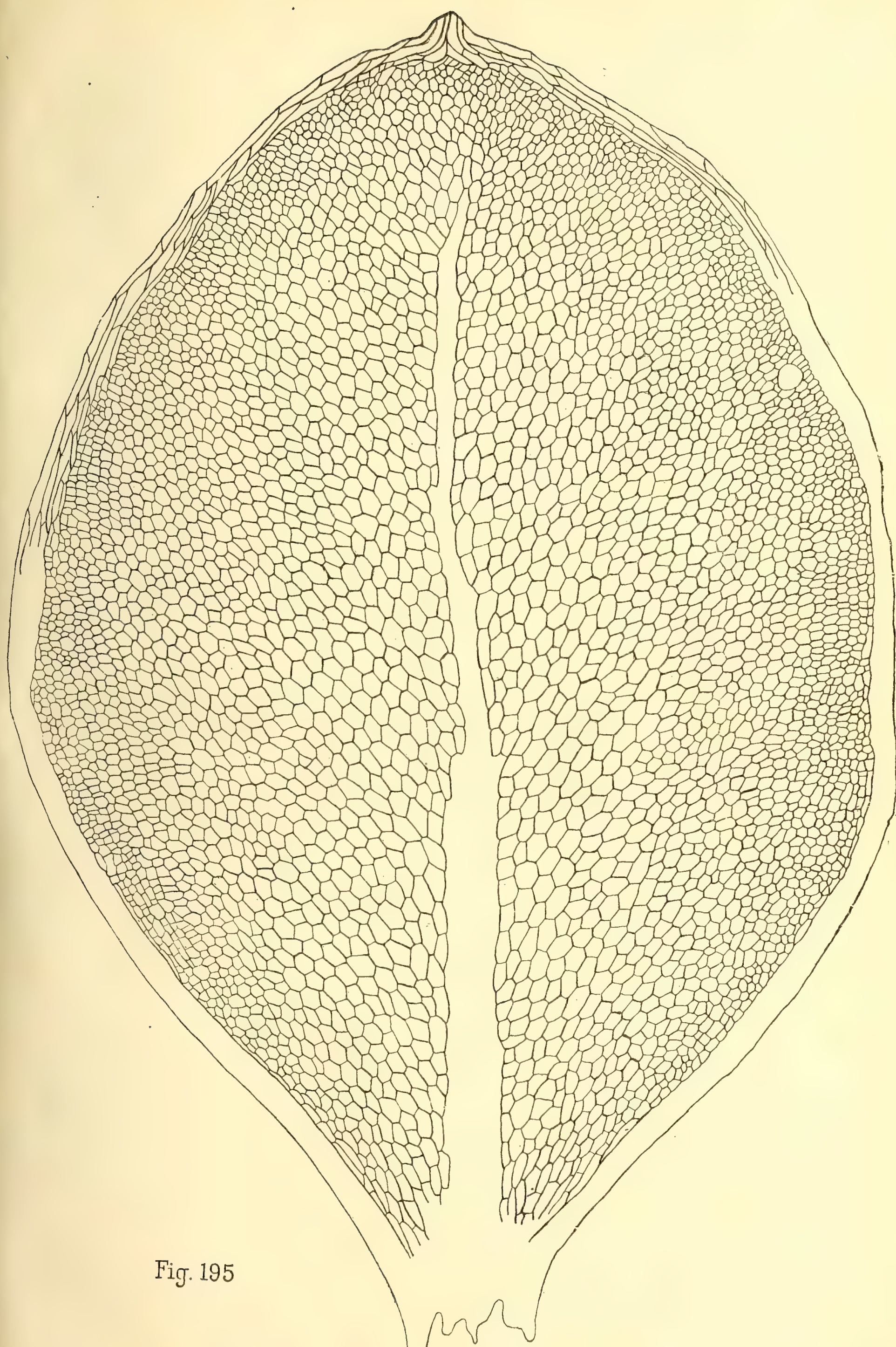


Fig. 195

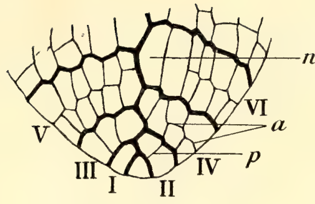


Fig. 196

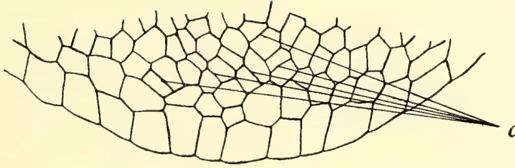


Fig. 197

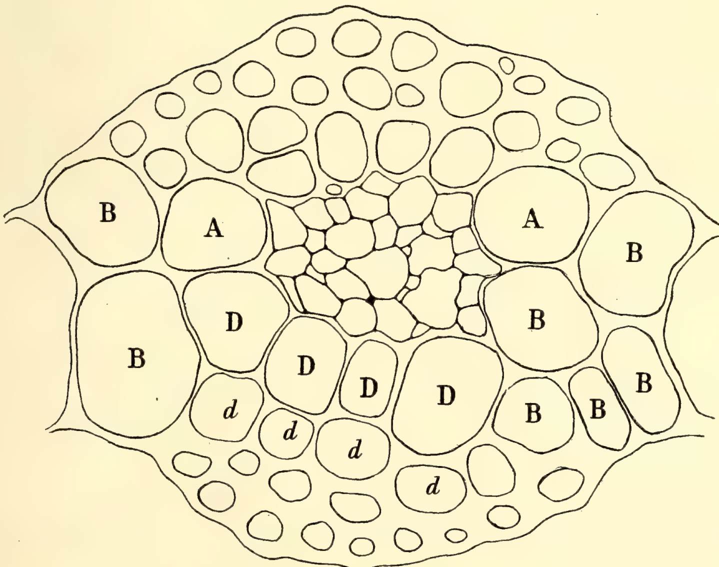


Fig. 198

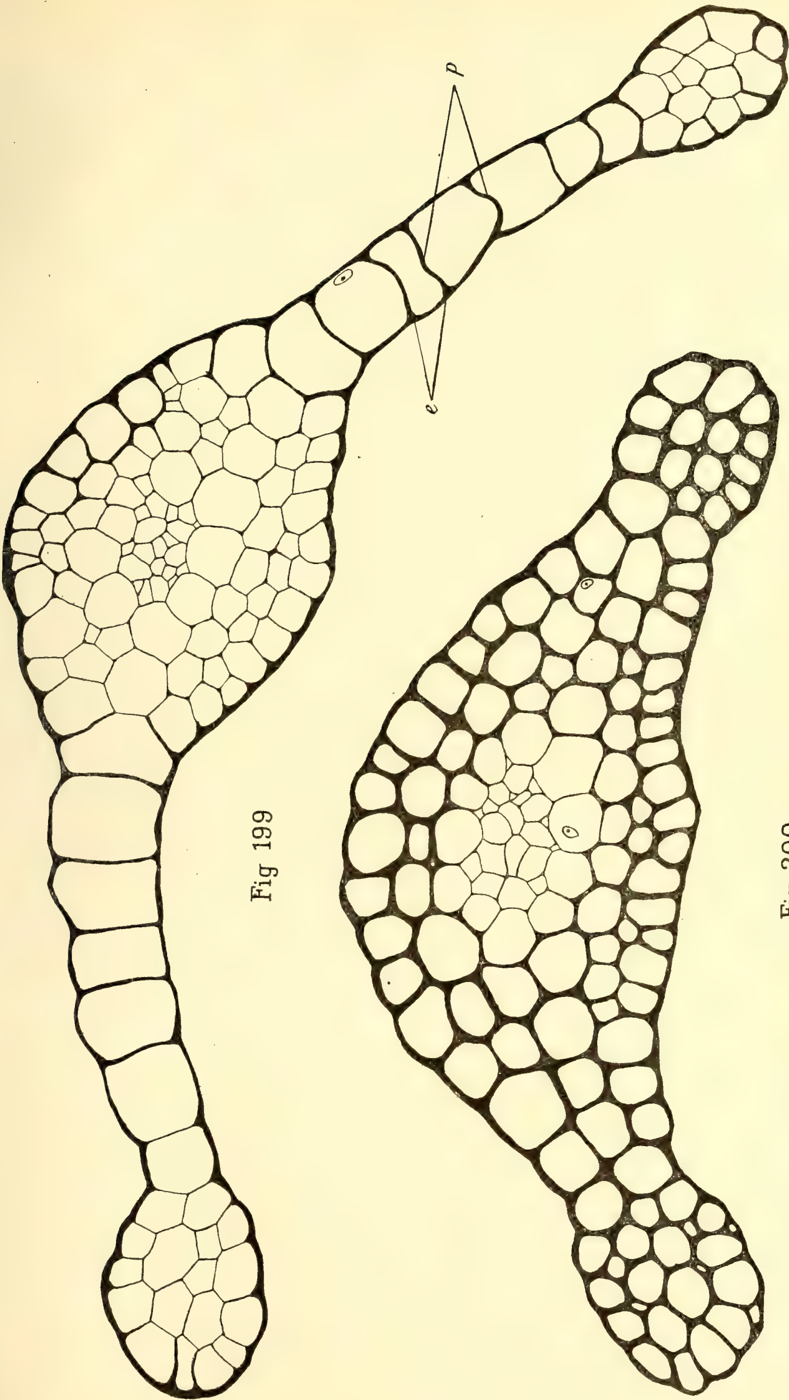


Fig 199

Fig. 200

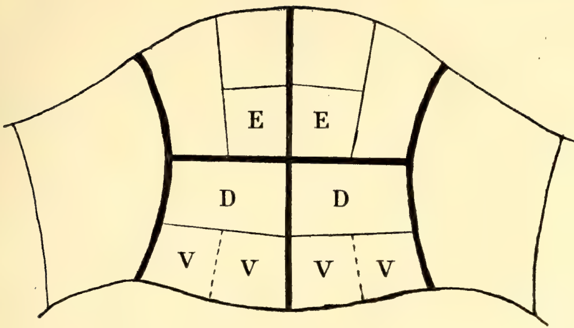


Fig. 201

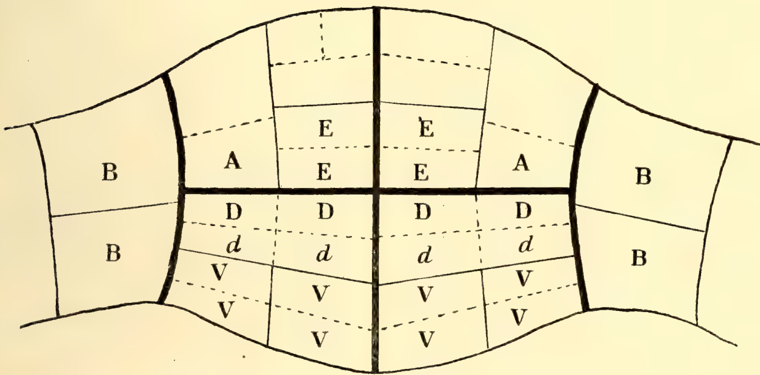


Fig. 202

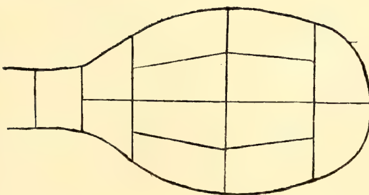


Fig. 203


Fig. 204

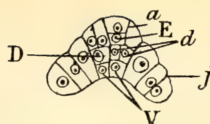


Fig. 205

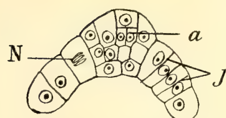


Fig. 206

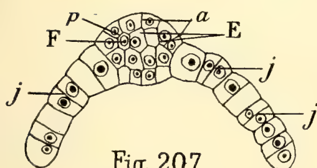


Fig. 207

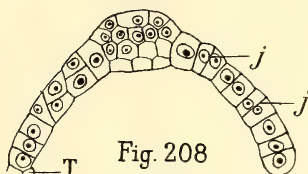


Fig. 208



Fig. 209


Fig. 210


Fig. 211


Fig. 212

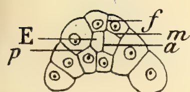


Fig. 213

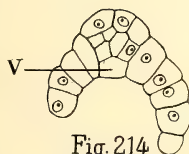


Fig. 214

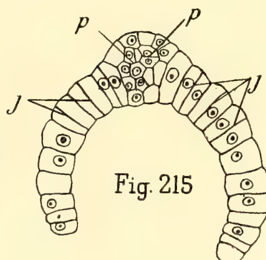


Fig. 215

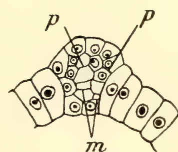


Fig. 216

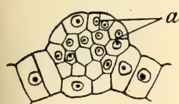


Fig. 217

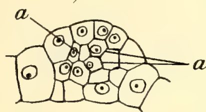
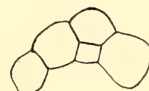
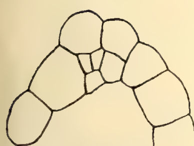
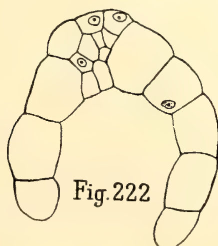


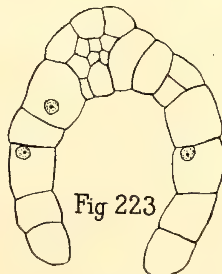
Fig. 218

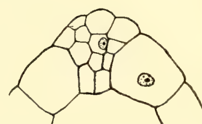

Fig. 219


Fig. 220


Fig. 221


Fig. 222


Fig 223


Fig. 224

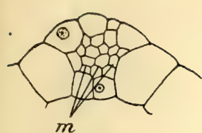


Fig. 225

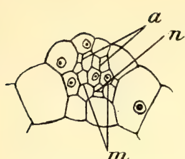


Fig. 226

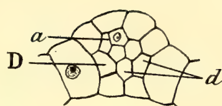


Fig. 227

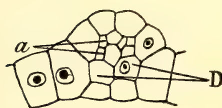


Fig. 228

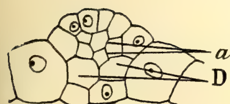


Fig. 229

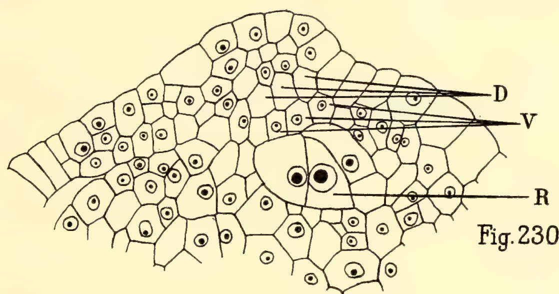
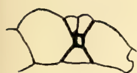


Fig. 230


Fig. 231

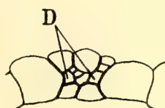


Fig. 232

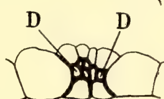


Fig. 233

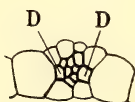


Fig. 234

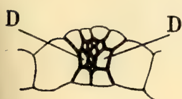


Fig. 235



Fig. 236

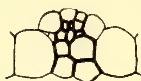
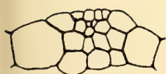
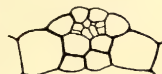
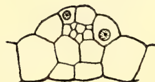

Fig. 237


Fig. 238


Fig. 239


Fig. 240


Fig. 241

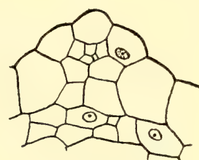

Fig. 242


Fig. 243

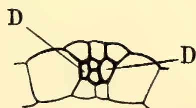


Fig. 244

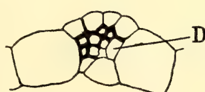


Fig. 245

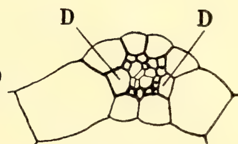


Fig. 246

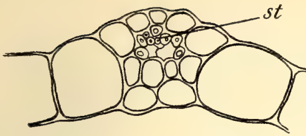


Fig. 247

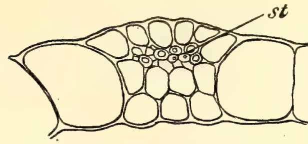


Fig. 248



Fig. 249



Fig. 250

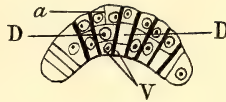


Fig. 251



Fig. 252



Fig. 253



Fig. 254

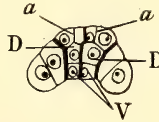


Fig. 255

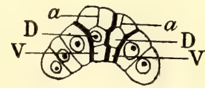


Fig. 256

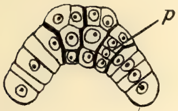


Fig. 257

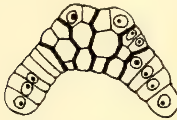


Fig. 258

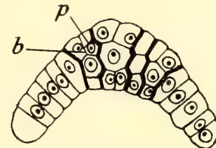


Fig. 259

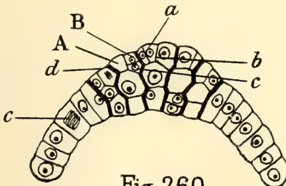


Fig. 260

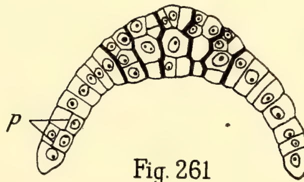


Fig. 261



Fig. 262



Fig. 263

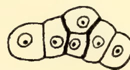


Fig. 264

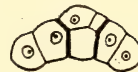


Fig. 265

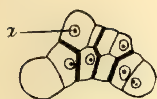


Fig. 266

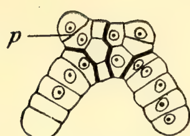


Fig. 267

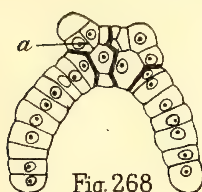


Fig. 268

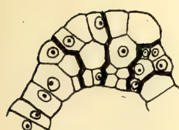


Fig. 269

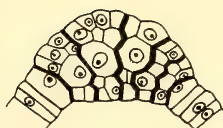


Fig. 270

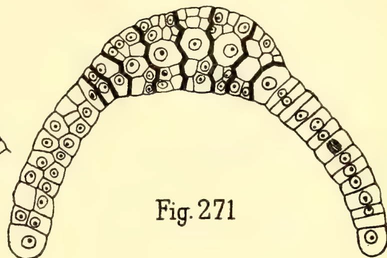


Fig. 271



Fig. 272



Fig. 273



Fig. 274

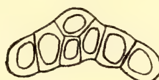


Fig. 275

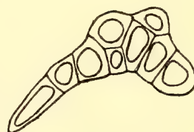


Fig. 276

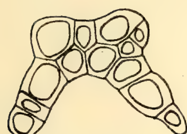


Fig. 277

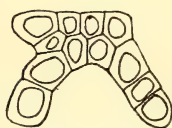


Fig. 278

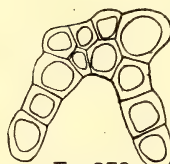


Fig. 279

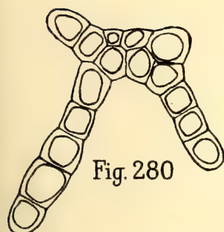


Fig. 280

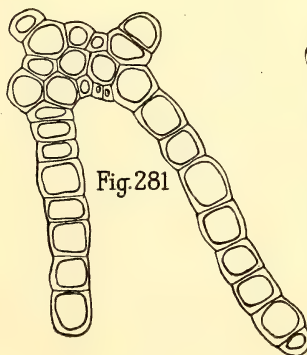


Fig. 281

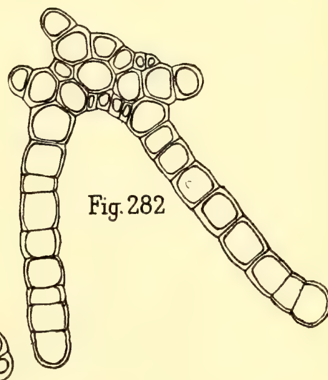
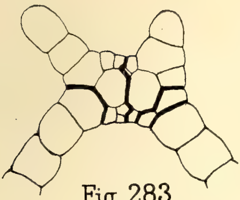
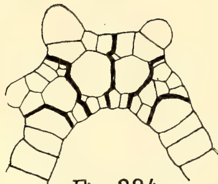
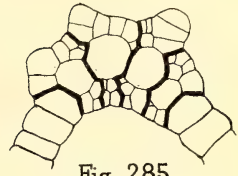
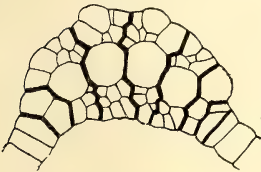


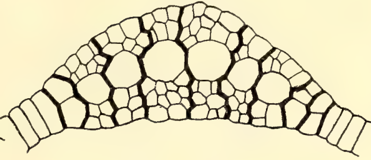
Fig. 282


Fig. 283


Fig. 284


Fig. 285


Fig. 286


Fig. 287

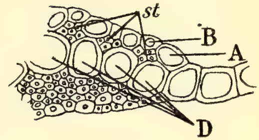
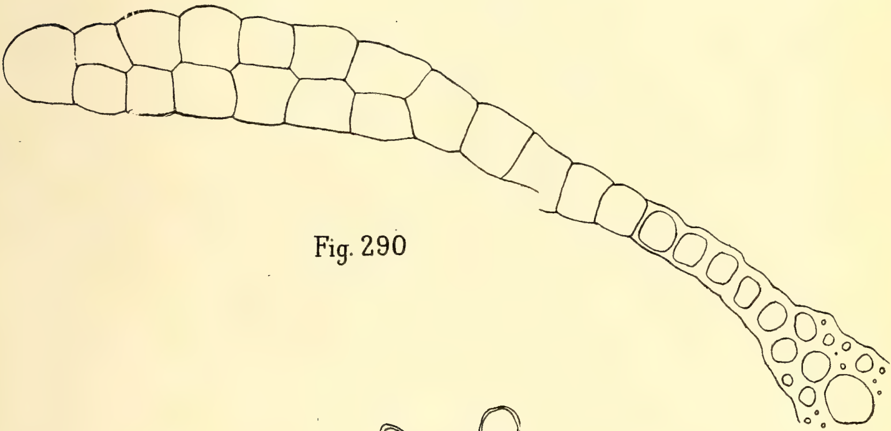
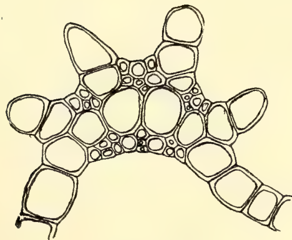


Fig. 288


Fig. 290


Fig. 289

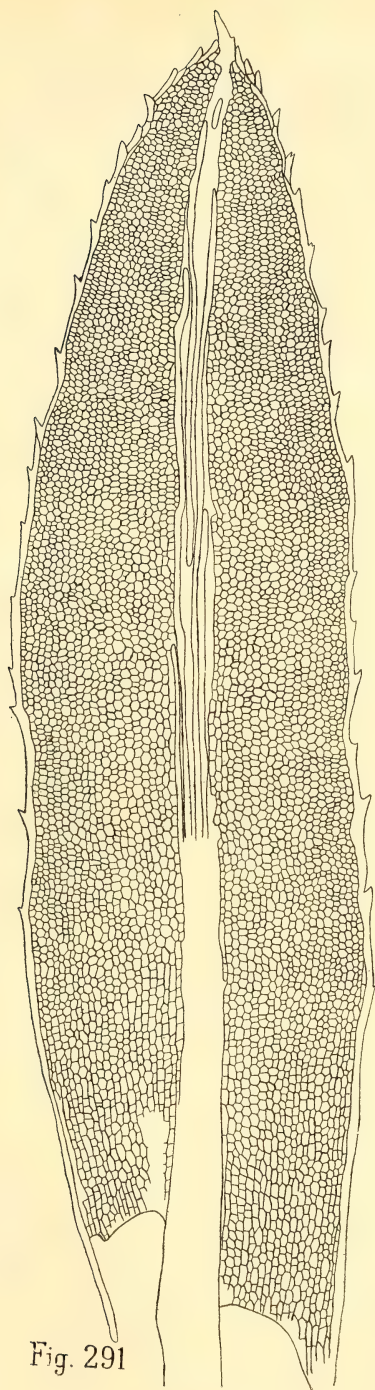


Fig. 291


Fig. 292

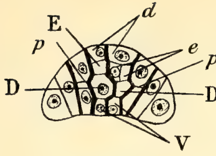


Fig. 293

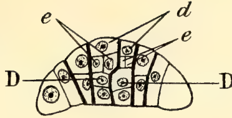


Fig. 294

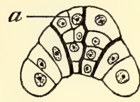


Fig. 295

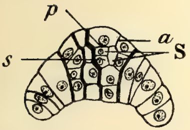


Fig. 296

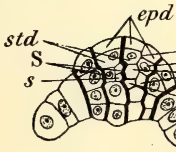


Fig. 297

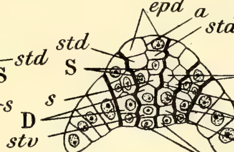


Fig. 298

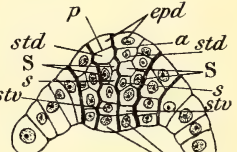


Fig. 299

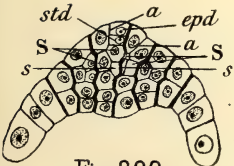
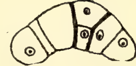
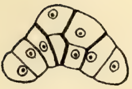


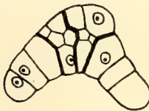
Fig. 300

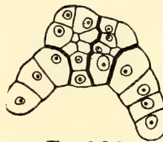

Fig. 301


Fig. 302


Fig. 303


Fig. 304


Fig. 305


Fig. 306

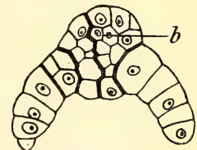


Fig. 307

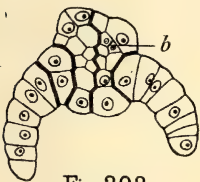


Fig. 308

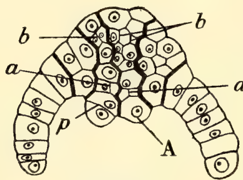


Fig. 309

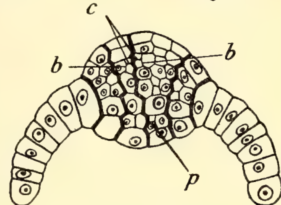


Fig. 310

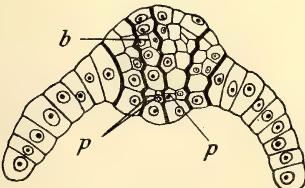


Fig 311

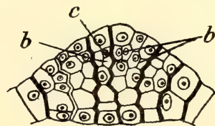
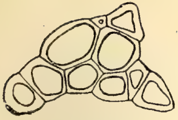
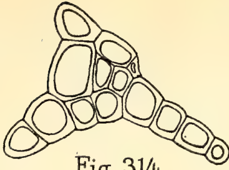
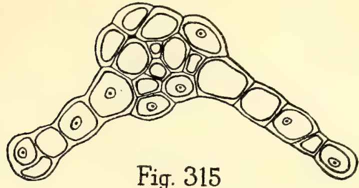
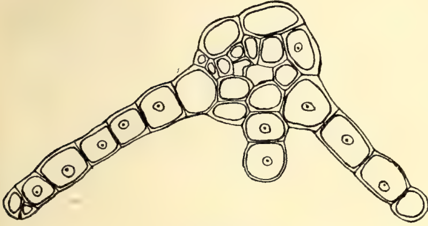


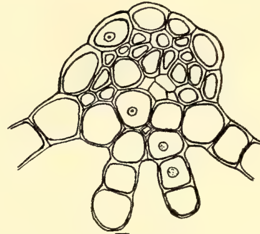
Fig. 312

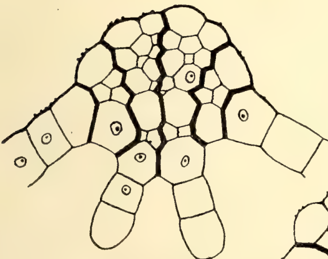

Fig. 313


Fig. 314


Fig. 315


Fig. 316


Fig. 317


Fig. 318

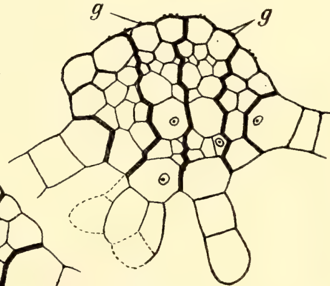


Fig. 319

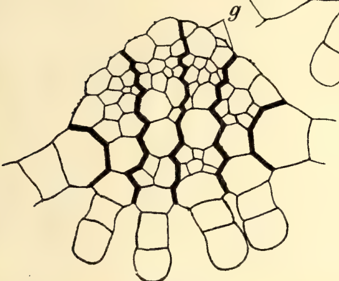


Fig. 321

Fig. 320

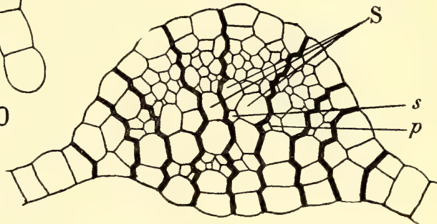


Fig. 322

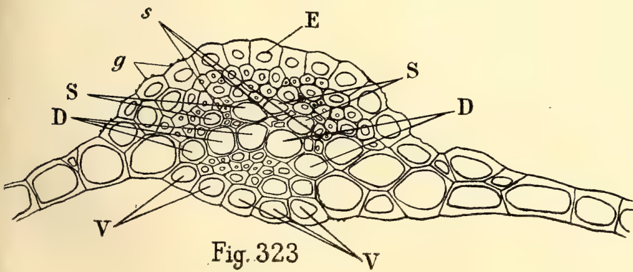
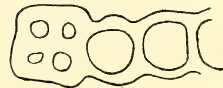


Fig. 323


Fig. 324

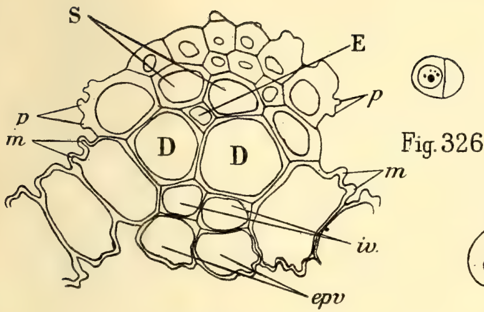
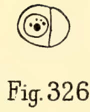
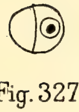


Fig. 325


Fig. 326


Fig. 327

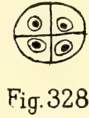

Fig. 328



Fig. 329

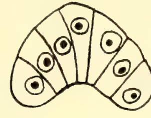
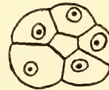

Fig. 330


Fig. 331


Fig. 332


Fig. 333


Fig. 334

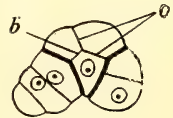


Fig. 335

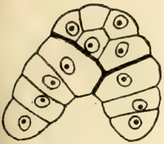

Fig. 336


Fig. 337


Fig. 338

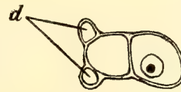
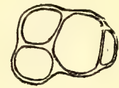


Fig. 339


Fig. 340

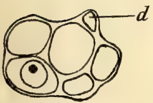
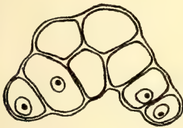


Fig. 341


Fig. 342

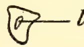


Fig. 343

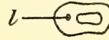


Fig. 344



Fig. 345


Fig. 346


Fig. 347


Fig. 348

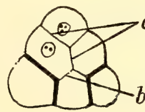


Fig. 349

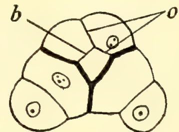
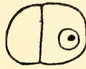
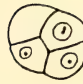


Fig. 350


Fig. 351


Fig. 352


Fig. 353


Fig. 354

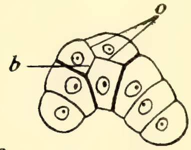
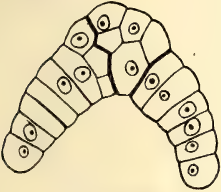
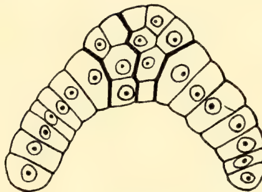


Fig. 355


Fig. 356


Fig. 357

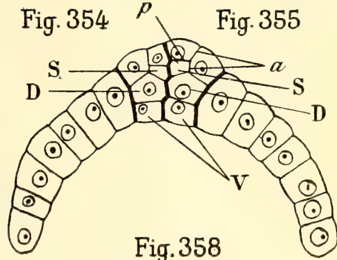


Fig. 358

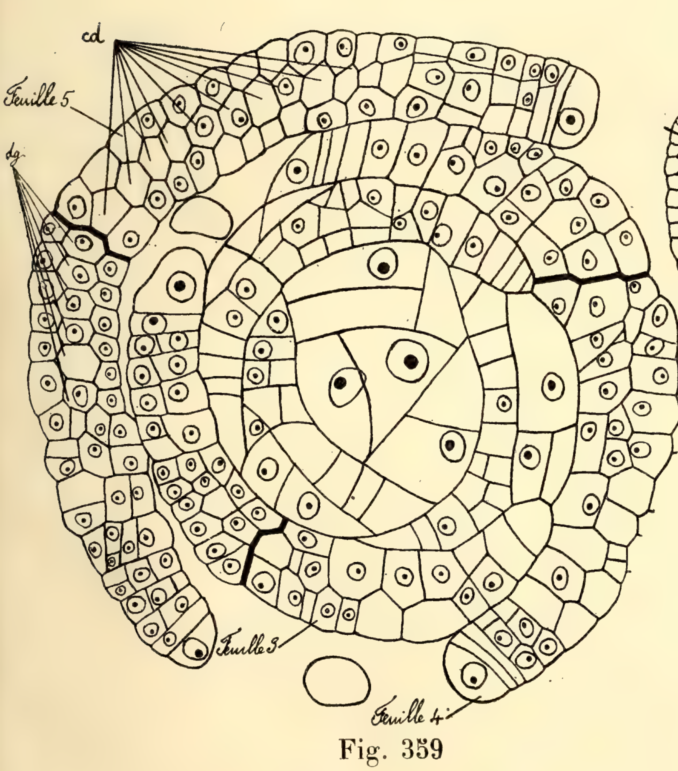


Fig. 359

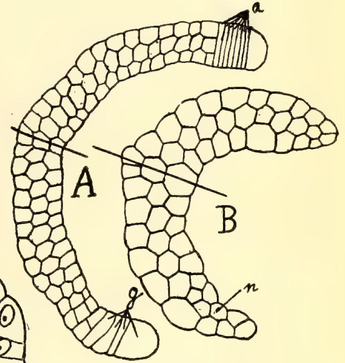


Fig. 360


Fig. 361



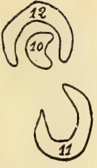


Fig. 365





Fig. 364

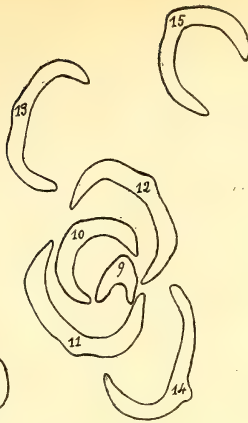


Fig. 363

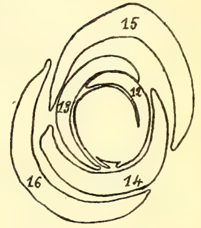


Fig. 362

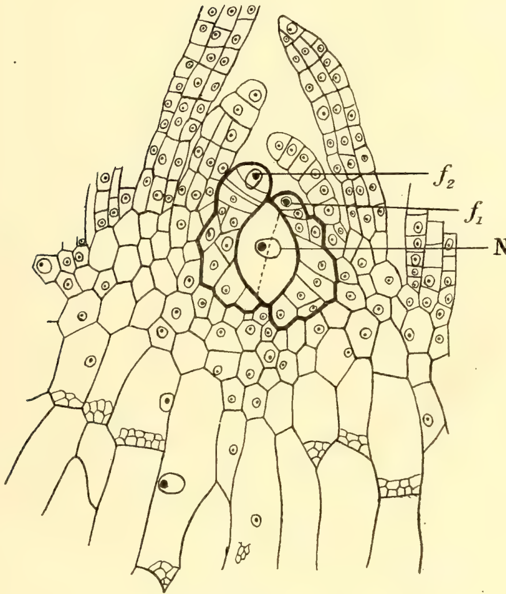


Fig. 366

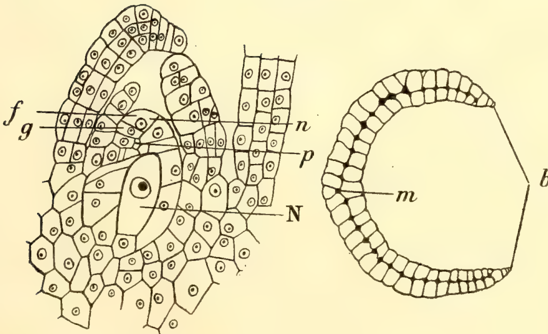
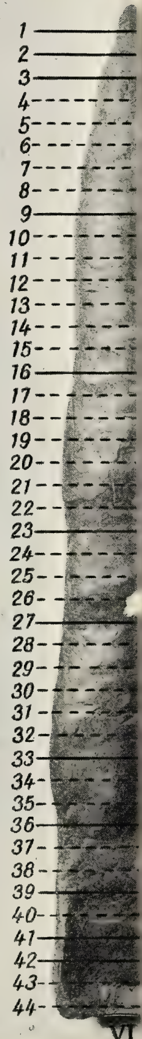


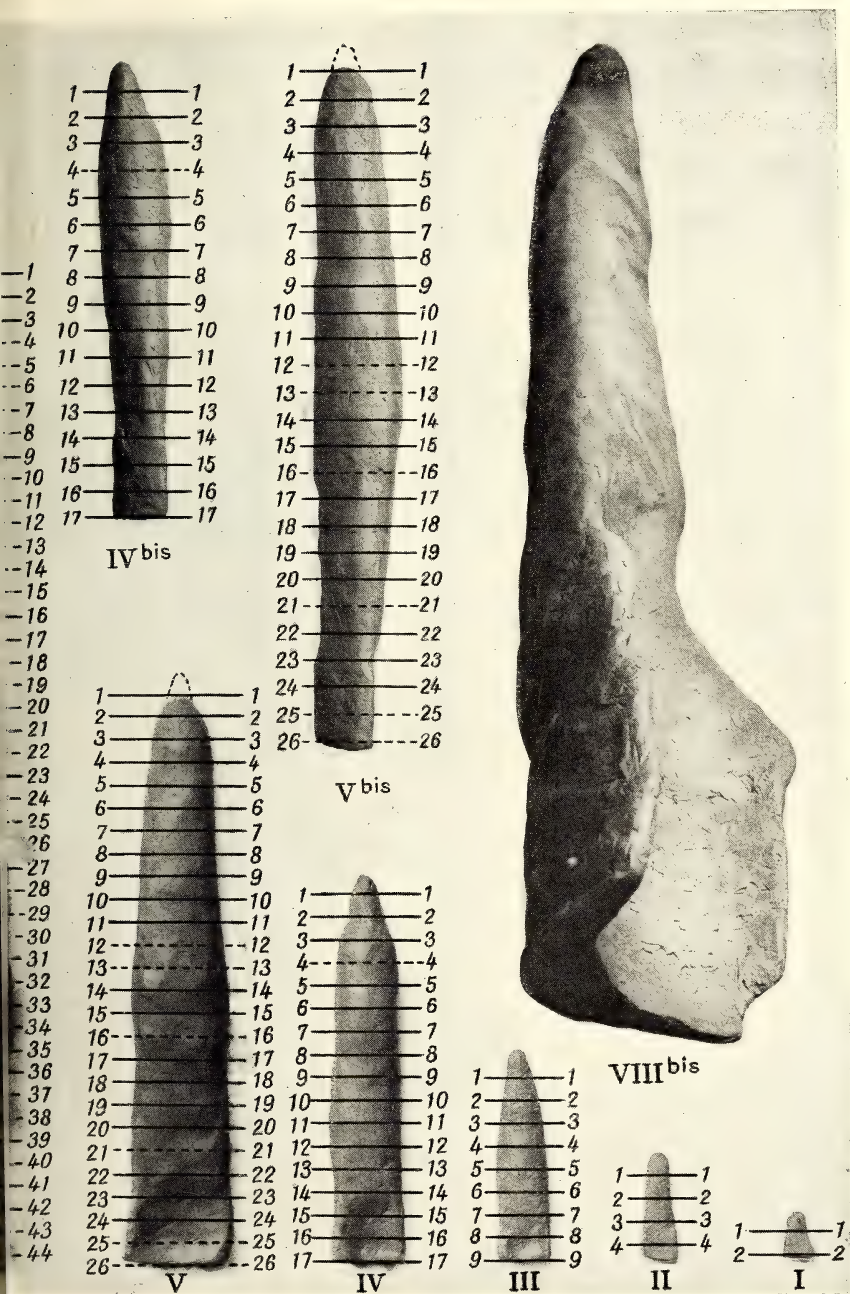
Fig. 367

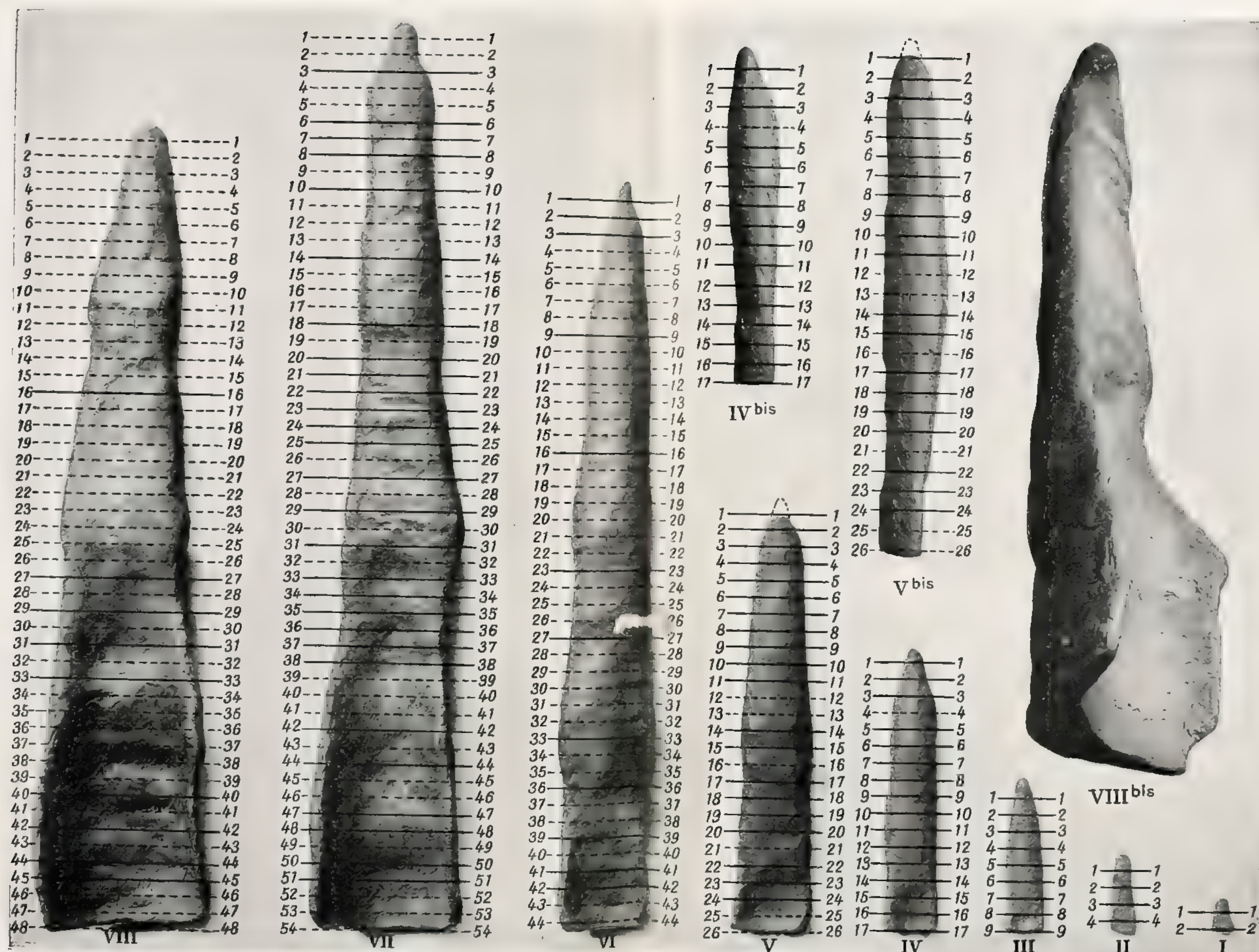
Fig. 368


VIII


VII


VI

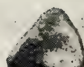

IV bis
V bis
VIII bis
V
IV
III
II
I

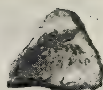

VIII
VII
VI
IV bis
V bis
V
IV
III
II
I
VIII bis

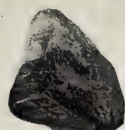

I

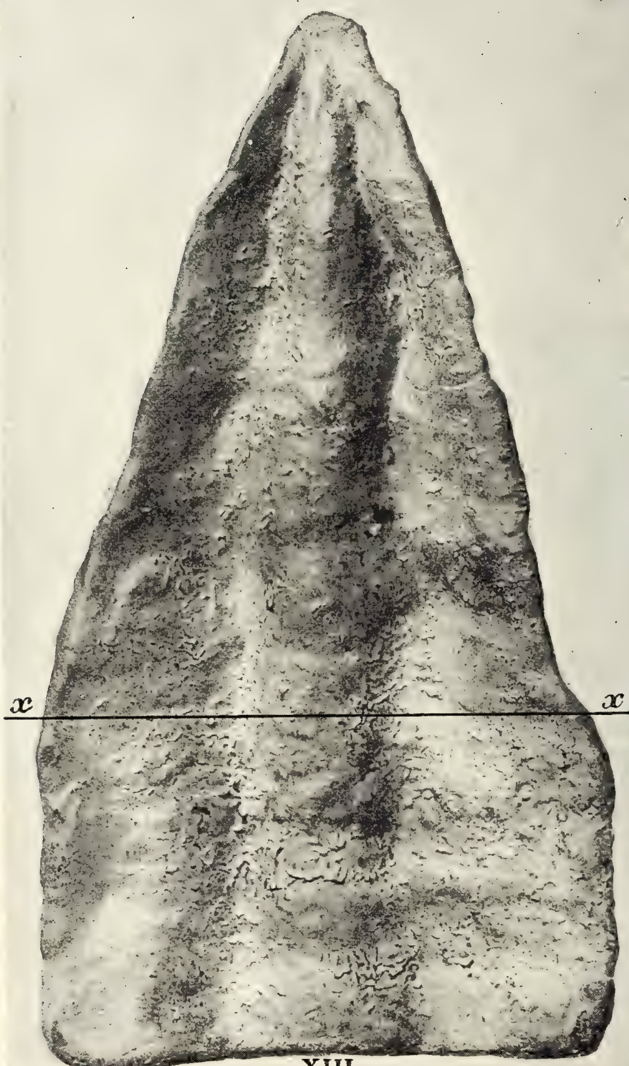

II


III

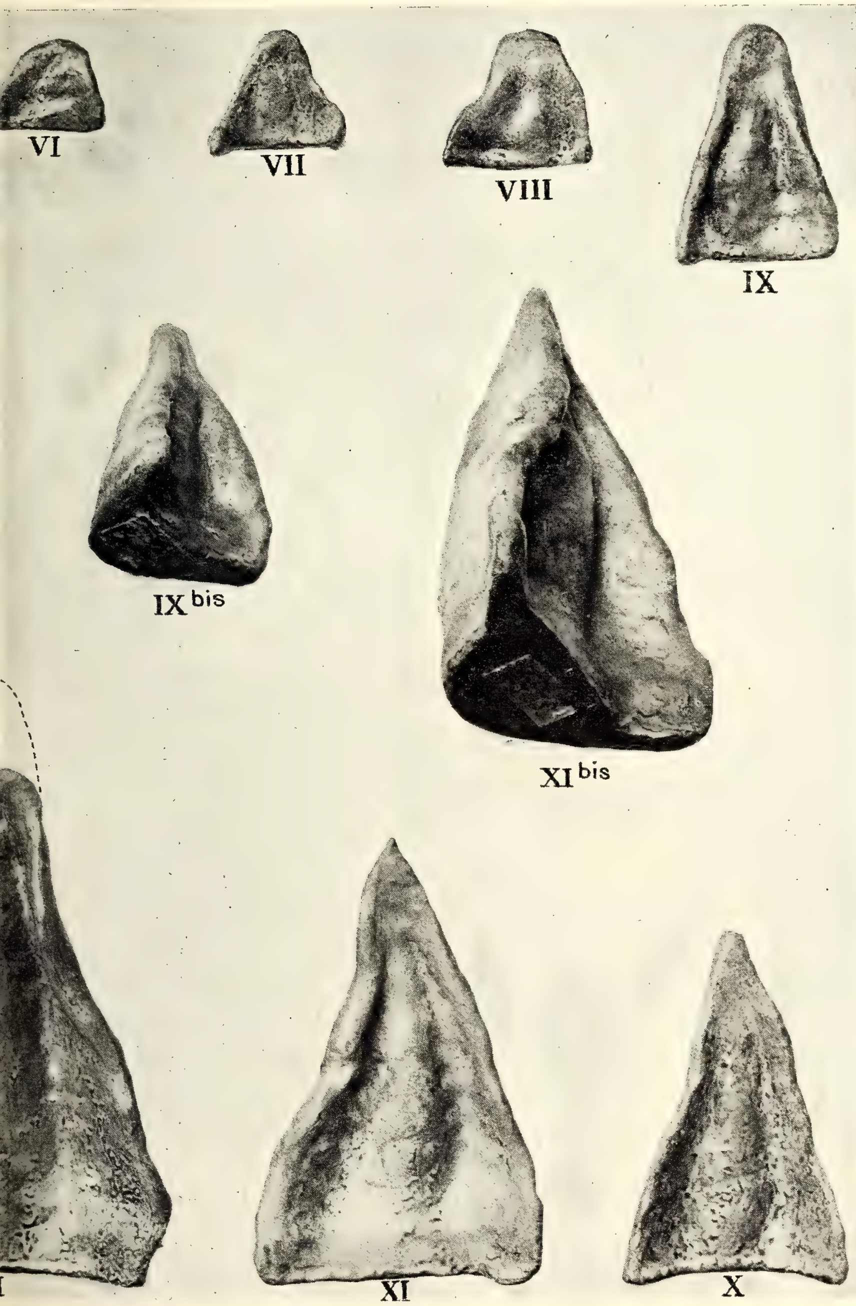

IV

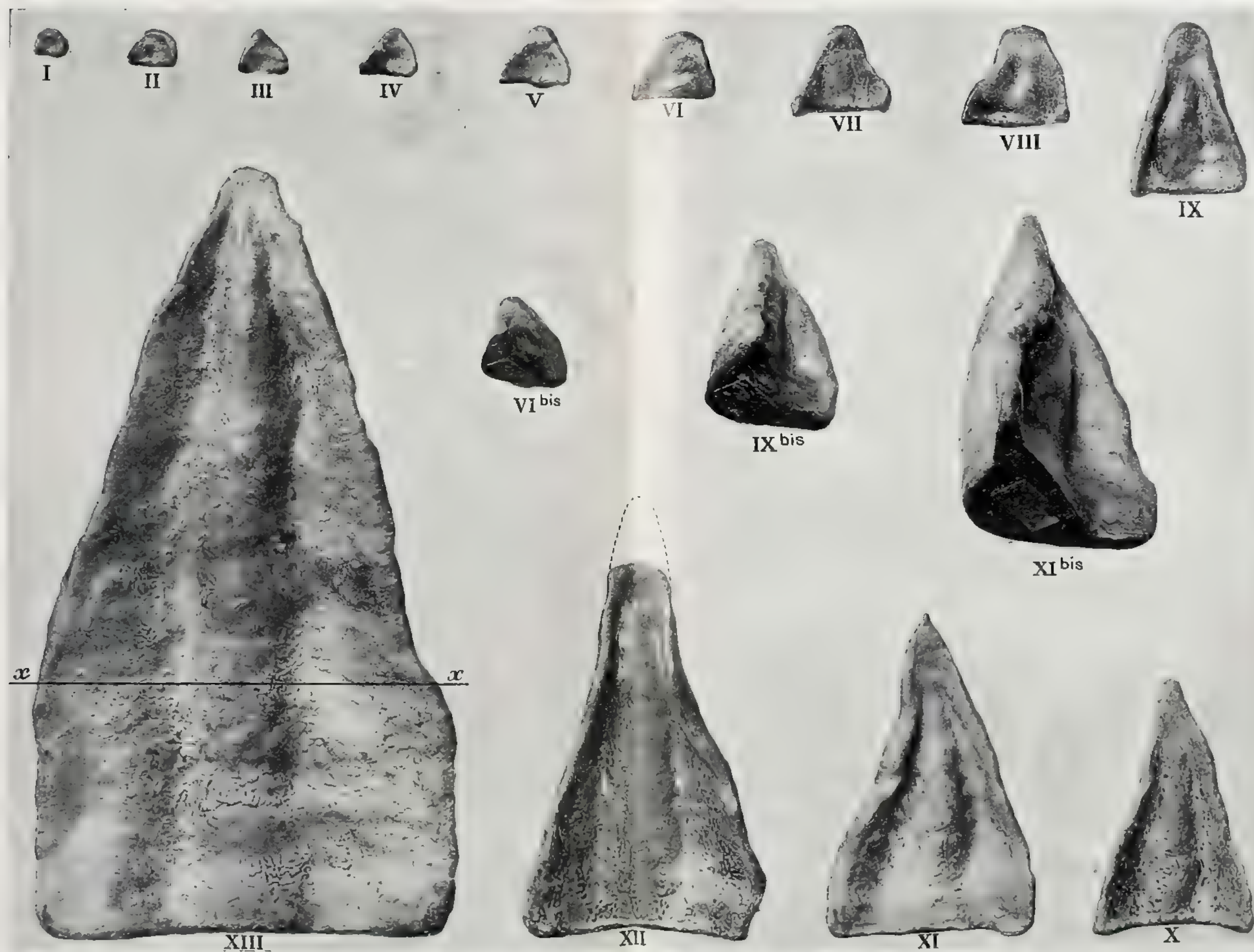

V


VI bis



XIII


VI
VII
VIII
IX
IX bis
XI bis
XI
X


I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
VI bis
IX bis
XI bis
x
x
XIII
XII
XI
X

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

COLLECTION
« LES LEÇONS DE LA GUERRE »

Les ouvrages de cette Collection ne sont pas des « Livres de Guerre ». Consacrés à l'étude de la situation actuelle, ils ont pour but essentiel de présenter au grand public cultivé les données générales qui doivent guider notre effort de **restauration nationale.**

La guerre pèse trop lourdement sur nous pour que, par lassitude, nous puissions en oublier les leçons; la situation du monde entier est trop incertaine pour que, par légèreté, nous négligions les conseils d'une formidable expérience. Le retour au passé nonchalant est impossible, et nous ne recueillerons les fruits de la victoire que si nous savons comprendre les situations nouvelles, agir selon les directives exactes et des méthodes rigoureuses.

Les Leçons militaires de la Guerre, par le commandant breveté BOUVARD, préface par le maréchal PÉTAIN. — 1 volume de 320 pages ... **9** fr. *net.*

L'Industrie française. — **L'œuvre d'hier, l'effort de demain,** par LÉON GUILLET, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers et à l'École Centrale, directeur des Études techniques au ministère du Commerce et de l'Industrie, et JEAN DURAND, professeur suppléant à l'École Centrale. — 1 volume de 284 pages, avec 38 figures .... **9** fr. *net.*

Alimentation et Ravitaillement, par R. LEGENDRE, docteur ès sciences, préface par Ch. RICHET, membre de l'Institut. — 1 volume de 327 pages....... **8** fr. *net.*

L'Aéronautique. — **Hier, Demain,** par le commandant ORTHLIEB, préface par le commandant VATEAU. — 1 volume de 292 pages .... **9** fr. *net.*

Marine et Guerre navale, par le capitaine de frégate J. VASCHALDE, préface par JULES CELS, ancien sous-secrétaire d'État à la Marine de guerre, vice-président de la Commission de la marine militaire à la Chambre des députés. — 1 volume de 326 pages .... **9** fr. *net.*

La Chimie et la Guerre. **Science et Avenir,** par CH. MOUREU, membre de l'Académie des sciences et de l'Académie de médecine, professeur au collège de France. — 1 volume de 320 pages.. **10** fr. *net.*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

3547-21. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

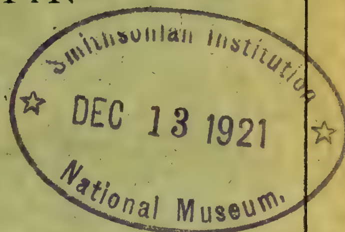
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME III. — N° 4



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1921

Ce fascicule a été publié en novembre 1921.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	*(Rare.)*
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	450 fr.
(Les années 1844 et 1853 sont épuisées.)		
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
(Les années 1854 et 1863 sont épuisées, partie Botanique.)		
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Tomes I et II.	40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891). Ne se vend qu'en collection... 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.................. 60 fr.

Le Fascicule : 15 fr.

PREMIÈRE CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE L'EMBRYON ET DE LA GERMINATION DES ARACÉES

Par C.-L. GATIN

(Travail posthume publié par Mme V. GATIN)



AVANT-PROPOS

Le présent Mémoire devait constituer un des chapitres d'un travail très étendu sur l'embryon et la germination des Monocotylédones.

La guerre, en emportant mon mari, est venue arrêter ce labeur de plus de dix années et dont l'achèvement était un des désirs du disparu. Je me propose donc de le continuer mais c'est une œuvre de si longue haleine qu'il me semble nécessaire d'en faire paraître les parties presque terminées. Le chapitre qui traite de l'embryon et de la germination des Aracées, malgré quelques lacunes que je compte combler plus tard, renferme assez de faits nouveaux pour être publié sous le titre de premières contributions.

Je suis heureuse de remercier ici M. Costantin de vouloir bien m'offrir l'hospitalité dans les *Annales des Sciences Naturelles*.

Valentine Gatin.

GÉNÉRALITÉS

Jusqu'à présent, aucun travail d'ensemble n'a été entrepris sur l'embryon et la germination des Aracées. Les renseignements que nous possédons sur l'embryologie de cette famille sont épars dans les travaux d'ensemble ou ne se trouvent que dans quelques mémoires consacrés à une seule plante comme ceux de SCOTT et SARGANT (1), MAC DOUGAL (2), RENNERT (3) et MÜCKE (4).

Nous mentionnerons les résultats de ces divers auteurs lorsque nous passerons en revue les genres qu'ils ont eu l'occasion d'étudier.

Enfin il serait injuste de ne pas citer, au cours de ce résumé bibliographique, les importants travaux de M. CAMPBELL. Cet auteur a publié sur le sac embryonnaire et l'embryogénie des Aracées une série de travaux (5) dont un certain nombre de résultats sont à retenir au point de vue qui nous occupe.

GENRE *POTHOS* L.

MIRBEL (6) a donné autrefois des figures de l'embryon du *Pothos crassinervia*; plus récemment, M. TSCHIRCH (7) a eu l'occasion d'étudier celui du *P. insignis* (Pl. IV, fig. 12 et 13).

(1) SCOTT and SARGANT, On the developpement of *Arum maculatum* from the seed (*Ann. of Bot.* XII, 400-413, 1 pl., sept. 1908).

(2) MAC DOUGAL, D. T., Seedlings of *Arisæma* (*Torreya,* I, 2-5, 1901).

(3) RENNERT, R. J., Seeds and Seedlings of *Arisæma* (*Bull. Torrey bot. Club,* XXIX, 1902).

(4) MÜCKE, Ueber die Bau und. Entwickelung der Früchte von *Acorus calamus, Bot. Zeitung,* LXVI, 1-23, 3 fig., 1 pl., 1908).

(5) CAMPBELL DOUGLAS HOUGHTON, The embryo sac of *Aglaonema* (*Scot. Bot. Rev.* Edinburgh, 1, 1912).

(6) MIRBEL, Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes (*Annales du Muséum d'Histoire naturelle,* 419-458, 6 pl., 1810).

(7) TSCHIRCH, A., Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben (*Annales du Jardin bot. de Buitenzorg,* X, 143-180, 6 pl., 1891).

Ces embryons sont volumineux; la graine, comme cela se produit chez nombre d'Aracées, ne présentant pas d'albumen.

Genre *ANTHURIUM* L.

Anthurium Scherzerianum Schott.

Un certain nombre d'espèces d'*Anthurium*, de provenances variées, ont été étudiées au cours de ce travail. Nous prendrons comme type l'*A. Scherzerianum* Schott, originaire du Guatémala, et que l'on trouve dans toutes les serres chaudes, et notamment dans celles du Muséum.

Embryon. — La graine de ces plantes est petite et pourvue d'un albumen charnu, qui contient un très petit embryon étroitement inclus dans l'albumen et que sa consistance, semblable à celle de la masse qui l'entoure, et sa petite taille rendent difficile à extraire.

Il est possible d'en obtenir de bonnes préparations, en effectuant une inclusion de la graine entière. Ajoutons encore que l'albumen contient de nombreux grains d'amidon et des cellules à raphides.

L'embryon présente une forme générale conique (Pl. I, fig. 1). Il est constitué par un grand nombre de cellules polyédriques, isodiamétriques, laissant entre elles des méats, et pourvues de gros noyaux. Ces cellules sont plus ou moins régulièrement orientées en files longitudinales, et un assez grand nombre d'entre elles, de taille un peu supérieure à celle de leurs voisines, renferment des raphides d'oxalate de calcium. Ces cellules à oxalate sont particulièrement nombreuses vers la partie radiculaire de l'embryon. Leur nombre diminue à mesure que l'on s'éloigne de la partie radiculaire de l'embryon.

L'embryon contient un plantule dont l'axe est courbe et qui se compose d'une gemmule, non encore différenciée en plusieurs feuilles et située au fond d'une cavité qui est reliée à l'extérieur par une fente limitée par deux lèvres imbriquées formées par le tissu cotylédonaire (Pl. I, fig. 2). La cavité

gemmulaire et l'ensemble de l'embryon sont recouverts par un épiderme continu, peu allongé dans le sens radial.

La radicule embryonnaire se compose d'un cylindre central assez nettement différencié. L'écorce est limitée par le cylindre central d'une part et, d'autre part, par une assise pilifère assez nettement différenciée, laquelle vient se raccorder avec l'épiderme général de l'embryon (Pl. II, fig. 1).

Le système vasculaire de l'embryon est assez peu développé. Il est réduit à un cordon de procambium, qui parcourt l'embryon dans toute sa longueur et se raccorde avec le cylindre central de la radicule. Il se ramifie à la base de la gemmule (Pl. I, fig. 2), dans laquelle il envoie également un cordon de procambium.

L'embryon, vers sa partie supérieure, est très aplati. Le faisceau qui le parcourt et qui, en cet endroit, se compose d'un nombre plus grand d'éléments, présente un aplatissement concomitant.

On remarquera encore que les cellules à oxalate de calcium sont groupées, surtout à la périphérie de l'embryon, généralement au-dessous de l'assise sous-épidermique, bien qu'il en existe quelques-unes plus internes. Ce groupement est particulièrement régulier dans la région qui avoisine la radicule.

Morphologie de la germination. — Au début de la germination, on observe une augmentation de volume de l'embryon, qui ne tarde pas à faire saillie à l'extérieur (Pl. I, fig. 4, 5, 6) sous l'aspect d'un bourrelet, d'où s'échappent la radicule et la gemmule, cette dernière étant entourée, à sa base, d'une sorte de gaine ascendante.

La première feuille est peu développée, à limbe très réduit. La seconde présente un limbe lancéolé (Pl. I, fig. 8).

La partie incluse dans la graine grossit également et se transforme en un suçoir (S), de forme conique (Pl. I, fig. 7), qui dissout petit a petit la réserve contenue dans la graine. Le suçoir tombe, entraînant la graine vide ; lorsque la seconde feuille est déjà développée, la racine s'épaissit beaucoup.

Anatomie de la germination. — Le schéma de la planche I, figure 3, met en évidence les premiers stades de la germination, qui se traduisent par un allongement de l'ensemble

de l'embryon, qui fait saillir à l'extérieur de la graine son extrémité radiculaire, en même temps que sa pointe s'enfonce dans l'albumen.

Cet accroissement de volume est dû uniquement à l'augmentation de volume des cellules qui composent l'embryon ; il ne se produit pas de cloisonnements dans ces éléments.

Quoi qu'il en soit, il se forme, tout contre la graine, une sorte de bourrelet dans lequel se développent la gemmule et la radicule.

La gemmule est entourée par une sorte de ligule, qui s'élève autour de sa base. La gemmule finit par s'échapper par la fente cotylédonaire. La radicule achève son développement ; l'assise pilifère reste en continuité avec l'épiderme général de l'embryon, et les quelques assises de cellules qui séparent son point végétatif de l'extérieur sont rapidement exfoliées. C'est ce que l'on peut voir sur la figure 1 de la planche II.

Anthurium longifolium G. Don.

J'ai obtenu des graines de cette plante des serres du Muséum.

Embryon. — Cet embryon, cylindrique vers sa partie radiculaire, est aplati vers sa partie supérieure.

Il est formé de cellules isodiamétriques, polygonales, laissant entre elles des méats et contenant des grains d'amidon.

Cet embryon est parcouru, dans toute sa longueur, par un faisceau libéro-ligneux (*fx*, Pl. III, fig. 4), qui est aplati en lame à la partie supérieure. La radicule est constituée par les rudiments du cylindre central, de l'écorce, et par une assise pilifère qui se raccorde avec l'épiderme général de l'embryon. Celui-ci est très régulier, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où il présente la trace nette du suspenseur. La gemmule est située dans une cavité qui se ferme en se recouvrant par les bords de la fente cotylédonaire (Pl. III, fig. 4). Celle-ci est très allongée dans le sens longitudinal.

On trouve dans la région radiculaire de nombreuses grandes cellules à mucilage contenant aussi des raphides (Pl. III

fig. 5 et 6). Ces cellules présentent une disposition particulièrement régulière dans la partie radiculaire de l'embryon.

Dans cette région, en outre, au-dessous de l'épiderme, on rencontre une assise de cellules très régulière, formée d'éléments alternant régulièrement avec les cellules épidermiques.

La germination de cette espèce n'a pas été observée.

Anthurium acaule Schott.

Les graines de cette espèce ont été obtenues du commerce.

Embryon. — Les caractères généraux de la graine et de l'embryon sont les mêmes que dans les espèces précédentes. Nous les résumerons donc très rapidement.

L'embryon, cylindrique à son extrémité radiculaire, est très aplati à sa partie supérieure. Il est parcouru par un cordon vasculaire fortement aplati à la partie supérieure de l'embryon. Ce cordon envoie une ramification à la base de la gemmule (Pl. III, fig. 7, et Pl. IV, fig. 16). Comme chez les autres espèces, on retrouvera de nombreuses cellules à mucilage disposées régulièrement à la périphérie de l'embryon, surtout dans la région radiculaire. La plantule est courbe; la radicule présente son cylindre central bien marqué. L'assise pilifère vient se raccorder avec l'épiderme général de l'embryon. La fente cotylédonaire présente parfois des bords qui ne se recouvrent pas.

La germination de cette espèce n'a pas été observée.

Anthurium robustum Hort.

Des graines de cette espèce ont été obtenues du commerce.

Embryon. — L'embryon ressemble beaucoup à celui de l'*A. longifolium.* La masse contient moins de cellules à mucilage, et la fente cotylédonaire est, de même, très allongée dans le sens longitudinal. Les bords de cette fente sont largement imbriqués; la plantule est courbe.

La radicule est construite comme dans les autres *Anthurium.*

L'embryon est très aplati à sa partie supérieure.

Il est parcouru dans toute sa longueur par un cordon vasculaire, qui s'aplatit à la partie supérieure de l'embryon.

La germination n'en a pas été observée.

Anthurium Bakeri Hook. f.

Des graines de cette plante ont été reçues des Jardins de Peradenyia.

EMBRYON. — L'embryon est très aplati à sa partie supérieure, comme chez la plupart des espèces que nous venons de passer en revue.

Il ne se distingue d'ailleurs pas par des caractères particuliers, si ce n'est par l'abondance plus grande des cellules à mucilage et à raphides et par son cordon vasculaire, qui ne s'élève pas jusqu'à son extrémité.

Anthurium regale Linden.

Cette espèce, dont les graines ont été reçues de Peradenyia, ne se distingue des précédentes par aucun caractère particulier.

La germination n'a pas été observée.

Anthurium coriaceum G. Don.

Les graines ayant servi aux observations provenaient du commerce.

Il n'y a rien de particulier à dire de ces embryons, qui ne se distinguent des espèces précédentes par aucun caractère essentiel.

La germination n'a pas été observée.

Anthurium pedato-radiatum Schott.

J'ai obtenu des plantules de cette espèce, à partir de graines venues de Buitenzorg. La germination est admotive ; l'embryon produit tout de suite une très grosse radicule et une gemmule qui s'échappe par la fente cotylédonaire, et qui s'en-

toure, à sa base, d'une gaine ascendante peu développée. La radicule est recouverte de nombreux poils absorbants (Pl. IV, fig. 13). Le suçoir qui reste inclus dans la graine garde une forme cylindro-conique et se développe lentement en prenant petit à petit la forme de l'albumen, qu'il digère. Ce suçoir ainsi que la première feuille, réduite à une gaine, tombe de bonne heure, et leur cicatrice reste visible à la partie supérieure de la radicule (Pl. I, fig. 9 et 10).

Genre *ACORUS* L.

Aucune recherche personnelle n'a été faite sur ce genre.

Mücke (1) a décrit superficiellement l'embryon et la plantule de l'*Acorus gramineus*. Nous avons reproduit (fig. 1 et 2, Pl. IV) les figures de cet auteur. L'embryon est pourvu d'une fente cotylédonaire, et la germination est remotive.

L'assise pilifère est également mal différenciée, et elle semble être en continuité avec l'épiderme général de l'embryon.

La gemmule est réduite à un cône de cellules toutes semblables, inclus dans une cavité qui, par une fente à bords juxtaposés, communique avec l'extérieur. Cette fente peut être mise en évidence sur une coupe transversale (Pl. V, fig. 3).

L'embryon est parcouru par un cordon vasculaire composé de quelques éléments qui ne paraissent pas offrir de différenciation nette. Ce cordon parcourt l'embryon dans toute sa longueur (Pl. V, fig. 2).

La germination n'a pas été observée.

Genre *SPATHIPHYLLUM* Schott.

Plusieurs espèces de ce genre ont pu être étudiées. Nous prendrons comme type le *Spathiphyllum candicans*, dont les graines nous avaient été envoyées des jardins botaniques de Peradeniya.

(1) Mücke, *loc. cit.*

Spathiphyllum candicans Poep. et Endl.

EMBRYON. — La graine de cette plante ressemble beaucoup à celle des *Anthurium*. Elle contient un albumen charnu, formé de cellules polyédriques, laissant entre elles des méats, et contenant de nombreux grains d'amidon.

L'embryon est étroitement inclus dans l'albumen, et il se distingue surtout par son état de différenciation peu avancé (Pl. V, fig. 1).

Il présente la forme d'un cône très allongé (Pl. V, fig. 2) entouré d'un épiderme continu, lequel perd cependant un peu de sa régularité au voisinage de l'extrémité radiculaire.

Sa masse est formée de cellules polyédriques, laissant entre elles des méats ; on n'y rencontre pas de cellules à mucilages ou à raphides. L'axe de la plantule est courbe.

La radicule est, d'ailleurs, presque indifférenciée. A peine devine-t-on dans l'embryon mûr l'ébauche de son cylindre central.

L'assise pilifère est également mal différenciée, et elle semble être en continuité avec l'épiderme général de l'embryon.

La gemmule est réduite à un cône de cellules toutes semblables, inclus dans une cavité qui, par une fente à bords juxtaposés, communique avec l'extérieur. Cette fente peut être mise en évidence sur une coupe transversale (Pl. V, fig. 3).

L'embryon est parcouru par un cordon vasculaire composé de quelques éléments qui ne paraissent pas offrir de différenciation nette. Ce cordon parcourt l'embryon dans toute sa longueur (Pl. V, fig. 2).

La germination n'a pas été observée.

GENRE *AGLAONEMA* Schott.

L'étude a porté sur les espèces suivantes, provenant du Jardin botanique de Buitenzorg.

A. oblongifolium Kunth, *A. Robellenii* Lind., *A. simplex* Bl., *A. novoguineense* Engl., *A. oblongifolium* var. *Kurtisii* Ridleg.

A tous les points de vue que nous avons eu l'occasion d'envisager, ces espèces sont tellement voisines les unes des autres qu'il est inutile de décrire, à part, ce qui concerne chacune d'elles. Ce que nous dirons du genre s'applique à toutes les espèces étudiées.

Embryon. — Le fruit des *Aglaonema* est une baie, généralement colorée en rouge (Pl. VI, fig. 1). Le péricarpe charnu renferme la graine, entourée par deux téguments. Le raphé est nettement marqué par un sillon longitudinal (Pl. VI, fig. 2), surtout dans l'*A. oblongifolium*. A l'intérieur des deux téguments, on trouve une masse verte et volumineuse qui est l'embryon. Il n'y a donc pas d'albumen.

L'embryon a une forme générale ovoïde allongée. Du côté opposé au hile, sa surface est tout à fait lisse et arrondie, lorsqu'on l'a bien débarrassée des téguments. Au contraire, l'autre extrémité est terminée par une petite protubérance conique, qui, examinée avec soin, se montre formée de deux petites écailles, laissant entre elles une fente. A l'intérieur de cette fente, se trouve la gemmule.

L'embryon est formé de grandes cellules polyédriques ou arrondies, bourrées de grain d'amidon et laissant fréquemment entre elles des méats.

Certaines de ces cellules contiennent des raphides d'oxalate de calcium. L'amidon en est alors absent.

D'autres (*C. S*, fig. 6, Pl. VII) se colorent légèrement par le soudan III au chloral : ce sont des cellules sécrétrices.

Enfin, sur toute la périphérie, l'embryon est pourvu d'une assise de liège, de formation secondaire, qui est d'autant plus épaisse que l'on s'éloigne de la gemmule. Les cellules à chlorophylle sont situées immédiatement au-dessous de cette assise de liège.

Une série de coupes transversales (Pl. VII, fig. 1 à 4), pratiquées dans l'embryon en partant de son extrémité micropylaire pour se porter vers l'extrémité opposée, nous montre la gemmule entourée par les deux écailles dont il a été question plus haut, et qui ne sont autre chose que les deux bords de la fente cotylédonaire.

C'est ce que l'on constate avec plus de facilité encore sur

une coupe longitudinale (fig. 5, Pl. VII). Chez certaines espèces, même, on retrouve à la surface de ces écailles les mêmes formations subéreuses que sur le reste de la surface de l'embryon. Plus loin, se trouve une région dans laquelle naissent les racines. Il n'y a pas, en effet, de racine principale, mais une série de racines latérales qui se développent de la manière que nous allons indiquer.

Passons maintenant à l'étude du tissu conducteur.

Il est constitué par des faisceaux libéro-ligneux de structure très simple et offrant déjà des cloisonnements de nature secondaire (Pl. VII, fig. 7).

Ces faisceaux se ramifient fréquemment. Ils forment, dans le corps embryonnaire, deux cercles irréguliers. Dans les écailles recouvrant la gemmule, ils forment un seul cercle. Enfin, dans la région où se produisent les racines, ils constituent un anneau presque continu sur lequel se produisent les racines latérales, qui s'échapperont au dehors en digérant le tissu de l'embryon.

Germination. — Le début de la germination est marqué par le développement de la gemmule, qui, en grandissant, écarte les deux écailles, lesquelles sont déchirées et prennent une coloration brunâtre, en même temps qu'elles acquièrent parfois un certain développement. Les premières feuilles de la gemmule demeurent à l'état de gaines. La série des figures de la planche VI met en évidence, mieux que toutes les descriptions, le développement de cette gemmule.

Quant aux racines, elles forment une couronne qui se développe tout autour de la gemmule. Cela s'explique très bien, si l'on se reporte à ce qui a été dit un peu plus haut de la formation des racines latérales, sur un anneau vasculaire.

Dans cette germination, il se produit fréquemment l'anomalie suivante : il se développe deux gemmules au lieu d'une seule. Ce cas de polyembryonie me paraît devoir être rapproché de ceux que j'ai signalés déjà chez les Palmiers (1), et dans lesquels deux plantules se développant dans une gaine unique sont réunies par un même cotylédon.

(1) C.-L. Gatin, Quelques cas de polyembryonie chez plusieurs espèces de Palmiers (*Revue générale de botanique*, XVII, 60-65, 11 fig., 1905).

Genre *NEPHTYTIS* Schott.

Une seule espèce de ce genre a été étudiée, le *Nephtytis liberica*, provenant des serres du Muséum.

Nephtytis liberica N. E. Br.

Embryon. —Le fruit des *Nephtytis* est une baie, de couleur rouge orangé pâle, contenant une graine. La graine, qui ne contient pas d'albumen, est recouverte par des téguments très minces et entièrement remplie par un gros corps ovoïde, de couleur verte, qui est l'embryon.

Cet embryon présente un sillon assez marqué à l'endroit du raphé.

La gemmule est assez saillante et apparaît sous la forme d'un petit cône entouré par un bourrelet qui représente les rebords de la fente cotylédonaire (Pl. III, fig. 2 et 3).

La structure de cet embryon le rapproche beaucoup de celui des *Aglaonema*, que nous étudierons plus loin. Il est constitué par des cellules polygonales, isodiamétriques, et bourrées de nombreux grains d'amidon.

A sa périphérie, au-dessous de son épiderme, se forme une assise génératrice qui donne naissance à du liège. Plus à l'intérieur, on rencontre une ou deux assises de cellules contenant des grains de chlorophylle et enfin les cellules bourrées de grains d'amidon, qui constituent la masse de l'embryon (Pl. III, fig. 1). On y trouve également des cellules à raphides et des cellules sécrétrices, et aussi des cristaux en oursin d'oxalate de calcium.

La gemmule présente une constitution un peu différente de celle des *Aglaonema*.

Tout d'abord, ainsi que nous l'avons vu, les bords de la fente cotylédonaire ne sont pas constitués par deux lèvres, mais par un bourrelet circulaire. De plus, les embryons présentent le plus souvent deux gemmules, l'une étant beaucoup plus développée que l'autre (Pl. IX, fig. 3).

Le système vasculaire est encore moins développé que chez

les *Aglaonema.* Il ne forme pas, au-dessous de la gemmule, un anneau complet, mais il se compose de quelques cordons isolés qui se ramifient et donnent des branches qui se rendent dans les racines.

Ces dernières sont nombreuses, mais aucune d'elles ne présente les caractères d'une radicule. Ce sont des racines latérales qui naissent profondément à l'intérieur du tissu embryonnaire et qui, complètement formées, ont déjà commencé, dans l'embryon mûr, à digérer les tissus qui les séparent de l'extérieur.

Germination. — Le début de la germination est marqué par le développement des plumules, qui écartent et amènent souvent le fendillement du bourrelet qui les entoure (Pl. IV, fig. 11). En même temps, les racines pointent en divers points de la partie antérieure de l'embryon (Pl. VIII, fig. 5.) La partie postérieure, en effet, n'en produit pas. La sortie de ces racines se fait par digestion.

Dans chaque gemmule, la première feuille est réduite à une gaine (Pl. VIII, fig. 4); la seconde possède un limbe sagitté bien développé (Pl. VIII, fig. 6).

La germination se poursuivant, la plante continue à se développer sur l'embryon comme sur un tubercule.

Genre *DIEFFENBACHIA* Schott.

Trois espèces de ce genre, dont des graines avaient été reçues des Jardins de Peradenyai, ont fait l'objet d'observations.

Ce sont les espèces suivantes : *Dieffenbachia Seguine* Schott, *D. Haneckii*, *D. sp.*

De même que pour le genre précédent, il n'y a pas lieu, en raison de la similitude offerte par les diverses espèces étudiées, de les séparer dans la description qui sera faite pour l'ensemble du genre.

Embryon. — La graine des *Dieffenbachia* est dépourvue d'albumen. L'embryon ressemble beaucoup à celui des *Aglaonema*, qui vient d'être décrit. Il présente le même aspect

et les mêmes caractères anatomiques : présence d'une assise subéreuse au-dessous de l'épiderme, de deux couches de cellules assimilatrices et d'une masse centrale formée de cellules bourrées de grains d'amidon et contenant, çà et là, des cellules sécrétrices et des cellules à raphides.

La gemmule est cependant plus complètement développée que chez les *Aglaonema* (Pl. VII, fig. 8) ; mais elle est, comme dans ce dernier genre, entourée par deux écailles qui sont les bords de la fente cotylédonaire (Pl. VII, fig. 1, 2, 3).

Le tissu conducteur, comme chez les *Aglaonema*, forme au-dessous de la gemmule un anneau vasculaire sur lequel se produisent des racines latérales. Il n'y a pas de radicule différenciée.

Germination. — Elle s'effectue de la même manière que chez les *Aglaonema*. Ainsi que dans ce dernier genre, on trouve fréquemment des embryons qui, à la germination, donnent naissance à deux plantules (Pl. VIII, fig. 2).

Genre *ZANTEDESCHIA* Spreng.

De ce genre, une seule espèce a été étudiée, le *Zantedeschia æthiopica* (L.) Spreng. (*Calla æthiopica* L.), dont les graines avaient été obtenues du commerce.

Embryon. — La graine de ces plantes est pourvue d'un albumen amylacé, dont il est facile d'extraire l'embryon ; celui-ci est allongé et de forme générale conique.

Cet embryon est formé par une masse de cellules polygonales, allongées et laissant entre elles des méats, le tout entouré par un épiderme continu et régulier, qui perd un peu de sa régularité, vis-à-vis de la pointe de la radicule.

La plantule présente un axe courbe ; elle est encore assez peu différenciée. La radicule comprend un cylindre central assez nettement différencié. L'écorce est limitée par ce cylindre central et par une assise pilifère qui va se raccorder avec l'épiderme général de l'embryon. La plumule est constituée par une feuille enroulée sur elle-même. Elle se trouve dans une cavité reliée à l'extérieur par une fente fermée par

les bords imbriqués de deux replis du cotylédon (Pl. X, fig. 1 et 2), et tapissée par un épiderme qui continue l'épiderme général de l'embryon.

L'ensemble de l'embryon est parcouru par des cordons vasculaires. Ceux-ci suivent une course que nous allons décrire et se raccordent avec le cylindre central de la radicule, après avoir envoyé un prolongement qui pénètre dans la gemmule, à la base de celle-ci.

A la partie supérieure de l'embryon, on trouve un faisceau libéro-ligneux assez large, présentant quelques cloisonnements secondaires.

Plus bas, à hauteur de la gemmule, ce faisceau se divise en trois. Plus bas encore, à hauteur de la fente cotylédonaire, on trouve cinq faisceaux, par division des trois précédents. Il y a donc toujours un faisceau médian.

La germination n'a pas été observée.

Genre *CALADIUM* Vent.

La seule espèce étudiée a été le *Caladium Agrippine*, provenant du commerce.

L'embryon n'est aucunement différencié. C'est un massif de cellules toutes semblables. Il est simplement entouré d'un épiderme et se trouve réduit ainsi à l'état de proembryon (Pl. X, fig. 3).

Genre *ARUM* L.

De ce genre important, les espèces suivantes ont été étudiées :

Arum maculatum L., récolté en herborisant; *Arum italicum* Mill, cultivé en pleine terre; *Arum palestinum* Boiss. Damm. provenant du commerce; *Arum Dioscoridis* Sibth. et Sm., ces deux dernières espèces provenant du commerce.

Ces diverses espèces ne se distinguent pas tellement les unes des autres qu'il soit nécessaire de les décrire séparément; il n'y a donc pas lieu de les séparer dans l'exposé qui va suivre.

EMBRYON. — L'embryon, placé dans un albumen amylacé, est un cylindre allongé, terminé plus ou moins en cône à ses deux extrémités.

Il est formé de cellules polygonales, pourvues de gros noyaux et d'un protoplasma granuleux et vacuolisé. Ces cellules laissent entre elles des méats, surtout vers la partie supérieure de l'embryon, où elles sont, de plus, particulièrement allongées dans le sens de la longueur de l'organe.

L'embryon est recouvert par un épiderme continu, un peu palissadique, et qui est très régulier, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on retrouve nettement la trace du suspenseur (*s*, Pl. VIII, fig. 7).

A l'intérieur de l'embryon, se trouve une plantule courbe. La radicule présente un cylindre central net qui limite la partie interne de l'écorce ; la partie externe est elle-même délimitée par l'assise pilifère qui va se raccorder avec l'épiderme général de l'embryon (Pl. II, fig. 2).

La gemmule se compose d'une seule feuille, entourant le cône végétatif. Elle est située au-dessus de la radicule, et dans une cavité communiquant avec l'extérieur par une fente fermée par deux replis, à bords imbriqués, du cotylédon (Pl. IX, fig. 1). Cette cavité est tapissée à l'intérieur par un épiderme qui se trouve en continuité avec l'épiderme général de l'embryon.

Le reste de l'embryon, constituant la feuille cotylédonaire, est parcouru par des faisceaux libéro-ligneux qui viennent, à la base de la gemmule, se raccorder avec le cylindre central de la radicule. Là, ils donnent également des rameaux qui se rendent dans la feuille externe de la gemmule (Pl. VIII, fig. 7).

Ces faisceaux sont au nombre de cinq et, ainsi que l'ont remarqué SCOTT et SARGANT (1), leur disposition rend la feuille cotylédonaire distique par rapport à la première feuille gemmulaire.

Ces cinq faisceaux s'élèvent dans l'embryon. A une certaine hauteur, deux d'entre eux se réunissent, de sorte qu'il

(1) SCOTT and SARGANT, *loc. cit.*

n'en reste que quatre. Plus haut encore, il n'y en a plus que trois, puis deux qui disparaissent l'un après l'autre.

Ces faisceaux sont encore assez peu différenciés, mais ils présentent, cependant, quelques cloisonnements de nature secondaire.

Germination. — La germination est marquée, au début, par l'allongement de l'ensemble de l'embryon, qui apparaît au dehors par son extrémité radiculaire.

Chez l'*A. italicum* (Pl. IV, fig. 5, 6, 7), cet allongement se poursuit pendant quelque temps, puis la partie radiculaire de la jeune plantule grossit, et gemmule et radicule s'en échappent bientôt.

De chaque côté de la plumule, les bords de la fente cotylédonaire, entre lesquels elle s'échappe, prolifèrent un peu en une ligule peu développée. La radicule devient contractile et, au-dessus, la plantule se renfle pour concourir à la formation du jeune tubercule. D'après Scott et Sargant, ce renflement est encore plus marqué chez l'*Arum maculatum* (Pl. IV, fig. 3 et 4). La première feuille est différenciée en un pétiole et en limbe ovale aigu de forme différente du limbe des feuilles adultes, qui est sagitté.

La partie de l'embryon restée dans la gaine s'accroît en digérant la réserve amylacée, dont elle prend la place. Elle constitue le suçoir. C'est ce qu'on observe par exemple chez l'*Arum palæstinum* (Pl. IV, fig. 10).

Anatomie de la germination. — L'allongement général de l'ensemble de l'embryon se produit grâce à l'allongement de chacune des cellules qui le composaient. Celles-ci, en effet, s'accroissent beaucoup dans le sens de la longueur, et cet accroissement est accompagné d'une disparition presque complète du protoplasma, qui se réduit à une mince pellicule collée contre la paroi cellulaire.

L'allongement des cellules est accompagné d'un accroissement de leur diamètre transversal. L'extrémité radiculaire s'accroît aussi beaucoup en diamètre, pendant que la radicule et la gemmule achèvent leur différenciation. Cet allongement général étant terminé, la gemmule et la radicule s'accroissent à leur tour.

Le début de l'accroissement de la radicule est marqué par l'exfoliation des quelques assises de cellules embryonnaires, qui, du côté du suspenseur, séparent de l'extérieur la pointe de la radicule.

L'assise pilifère, ainsi qu'il a été dit plus haut, se raccorde latéralement avec l'épiderme général de l'embryon.

La gemmule s'échappe par la fente cotylédonaire, dont les bords prolifèrent légèrement autour de sa base, formant une ligule à peine marquée.

Le suçoir s'accroît également par suite de l'augmentation de volume des cellules qui le composent, sans qu'il se produise de néoformations. Les faisceaux libéro-ligneux qui se trouvaient dans l'embryon entourant la gemmule achèvent leur développement. Il s'y produit des cloisonnements secondaires, et ils s'accompagnent bientôt d'un cordon de collenchyme (Pl. IX, fig. 2), disposé au-dessous de l'épiderme et à hauteur du faisceau. Ce collenchyme se retrouve dans le pétiole et la gaine de la feuille cotylédonaire.

CONCLUSIONS

Embryon.

1. Rarement réduit à l'état de proembryon (*Caladium*), l'embryon peut être peu différencié (*Spatiphyllum*). Dans les autres genres étudiés, il présente un degré de différenciation plus élevé.

2. La graine est pourvue d'albumen chez les *Anthurium*, *Spatiphyllum*, *Zantedeschia*, *Arum*. Les genres *Aglaonema*, *Nephtytis*, *Dieffenbachia* n'en possèdent pas.

3. Il existe typiquement un faisceau central chez les *Anthurium* et *Spathiphyllum*. Le nombre des faisceaux est variable selon le niveau chez *Zantedeschia* (1, 3, 5) et *Arum* (1, 2, 3, 4, 5). Les faisceaux sont isolés (*Nephtytis*) ou disposés en cercle (*Aglaonema*).

Beaucoup de ces faisceaux présentent des cloisonnements de nature secondaire.

4. Il y a deux types de protection périphérique de l'embryon :

a. Formations secondaires subéreuses (*Aglaonema*, *Nephtytis*, *Dieffenbachia*) ;

b. Épiderme dans les autres genres étudiés.

Germination.

Les détails particuliers de la germination sont exposés à propos de chaque genre.

D'une manière générale, la plantule est courbe.

Il se développe un suçoir qui digère l'albumen au cours du développement.

Dans certains cas, il n'existe pas de racine principale ; elle

est remplacée par des racines latérales (*Aglaonema*, *Nephtytis*) qui sont quelquefois déjà formées dans la graine (*Nephtytis*).

La tuberculisation de la plantule chez les *Arum* mérite d'être signalée.

Des cas de polyembryonie (*Aglaonema*, *Dieffenbachia*) se rapprochent de ceux que l'auteur a observés chez quelques Palmiers.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Anthurium Scherzerianum Schott.

1. Coupe longitudinale de la graine.
2. Coupe transversale de l'embryon.
3. Coupe longitudinale de la graine en germination.
4 à 7. Début de la germination. Gr. : 2 fois.
8. Plantule développée, grandeur naturelle.

Anthurium pedato-radiatum Schott.

9 et 10. Développement de la plantule, grandeur naturelle.

t, tégument de la graine.
e, embryon.
o, raphides.
c, cylindre central de la radicule.
ap, assise pilifère de la radicule.
fx, faisceaux de l'embryon.
p, gemmule dans sa fente.
g, graine.
r, radicule.
s, suçoir.

PLANCHE II

Anthurium Scherzerianum Schott.

1. Coupe longitudinale dans la partie radiculaire de l'embryon.

Arum palæstinum Boiss. Damm.

2. Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire de l'embryon.
cc, cylindre central de la radicule.
ap, assise pilifère de la radicule.
gr, gaine radiculaire.
ec, écorce de la radicule.
ep, épiderme de l'embryon.

PLANCHE III

Nephtytis liberica N. E. Br.

1. Coupe transversale à la périphérie de l'embryon.
2. L'embryon, grandeur naturelle.
3. Le même, vu du côté de la plumule et plus grossi.

Anthurium longifolium G. Don.

4. Schéma d'une coupe transversale de l'embryon au niveau de la gemmule.
5. Schéma d'une coupe transversale de l'embryon au niveau de la radicule.
6. Coupe transversale dans la région radiculaire.

Anthurium acaule Schott.

7. Coupe longitudinale schématique de l'embryon.

ep, épiderme.
s, liège.
a, parenchyme assimilateur.
p, plumule.
l, cellules à mucilage.
h, assise sous-épidermique.
fx, faisceaux libéro-ligneux.
cc, cylindre central de la radicule.
ap, assise pilifère.
o, cellules à raphides.

PLANCHE IV

Acorus gramineus Ait.

1. Embryon, grossi 60 fois, d'après Mücke.
2. Plantule, grossie 5 fois et demie, d'après Mücke.

Arum maculatum L.

3 et 4. Trois états successifs de la germination, d'après Scott et Sargant, grandeur naturelle.

Arum italicum Mill.

5, 6 et 7. Trois états successifs de la germination.

Arum palæstinum Boiss. Damm.

8. Début de la germination, grandeur naturelle.

Nephtytis liberica N. E. Br.

9. Début de la germination, grossi d'un tiers.

Pothos insignis, Engl., d'après Tschirch.

10. Coupe longitudinale de l'embryon.
11. Partie radiculaire du même, plus grossi.

Anthurium Scherzerianum Schott.

12. Coupe longitudinale dans le bourrelet d'une graine en germination.

Anthurium pedato-radiatum Schott.

13. Détail d'une jeune plantule montrant la gaine ascendante, grandeur naturelle.

Anthurium acaule Schott.

14. Coupe transversale schématique dans la partie supérieure de l'embryon.

p, plumule.
g, graine.
c, pétiole ou gaine du cotylédon.
t, tubercule.
r, radicule.
f, f^1, f^2, feuilles successives.
s, suçoir.
sc, scutellum (Tschirch).
w, radicule (Tschirch).
cc, cylindre central de la radicule.
fx, faisceaux libéro-ligneux du cotylédon.
ap, assise pilifère.
l, cellules à mucilage.

PLANCHE V

Spathiphyllum Schott.

1. Coupe transversale schématique de la graine.
2. Coupe longitudinale schématique de la graine, un peu moins grossie.
3. Coupe longitudinale de l'extrémité radiculaire de l'embryon.

g, graine.
p, gemmule.
e, embryon.
fx, faisceaux libéro-ligneux de l'embryon.
ep, épiderme de l'embryon.
r, cylindre central de la radicule.

PLANCHE VI

Aglaonema oblongifolium Kunth.

1. Fruit, vu de profil, grandeur naturelle.
2. Embryon, vu du côté du raphé, un peu grossi.
3, 4, 5, 6, 7, 8. Embryon très grossi, montrant les divers stades du développement de la gemmule au cours de la germination.
9. Plantule développée, grandeur naturelle.
10. Plantule à deux gemmules, grandeur naturelle.

p, plumule.
r, racines.
f, les deux petits lobes foliacés enveloppant la gemmule.

PLANCHE VII

Aglaonema oblongifolium Kunth.

1 à 4. Coupes transversales schématiques dans l'embryon en s'éloignant de la gemmule.
5. Coupe longitudinale, schématique, de la gemmule.

6. Coupe longitudinale dans l'embryon, montrant le périderme *l*.
7. Faisceaux libéro-ligneux de l'embryon, en coupe transversale.

Dieffenbachia sp.

8. Coupe longitudinale, schématique, dans la région micropylaire de l'embryon.

l, liège.
cs, cellules sécrétrices.
o, cellules à raphides.
f, écailles enveloppant la gemmule.
r, racine.

PLANCHE VIII

Dieffenbachia sp.

1. Plantule développée, grandeur naturelle.
2. Plantule à deux gemmules, grandeur naturelle.
3. Début de la germination, un peu grossi.

Nephtytis liberica N. E. Br.

4 et 5. Début du développement, très grossi.
6. Jeune plantule, grandeur naturelle.

Arum maculatum L.

7. Coupe longitudinale, schématique de l'embryon.

f. c., faisceau cotylédonaire.
p, plumule.
cc, cylindre central.
ap, assise pilifère.
s, suspenseur.

PLANCHE IX

Arum maculatum L.

1. Coupe longitudinale schématique dans la partie radiculaire d'un embryon en germination.
2. Coupe transversale dans la gaine cotylédonaire d'une plantule développée.

Nephtytis liberica N. E. Br.

3. Coupe longitudinale schématique de l'embryon montrant la disposition de la plumule.

ap, assise pilifère.
cc, cylindre central de la radicule.
cp, épiderme de l'embryon.
fc, faisceaux du cotylédon.
k, cordon de collenchyme.
l, liber.
b, bois.
s, suspenseur.

PLANCHE X

Calla Æthiopica L.

1. Coupe transversale, schématique, de l'embryon.
2. Coupe longitudinale, schématique, de l'extrémité radiculaire de l'embryon.

Caladium Agrippine.

5. Coupe longitudinale de l'embryon.

c, bords de la fente cotylédonaire.
fx, faisceaux libéro-ligneux.
p, plumule.
r, cylindre central de la radicule.
ep, épiderme.
ap, assise pilifère de la radicule.

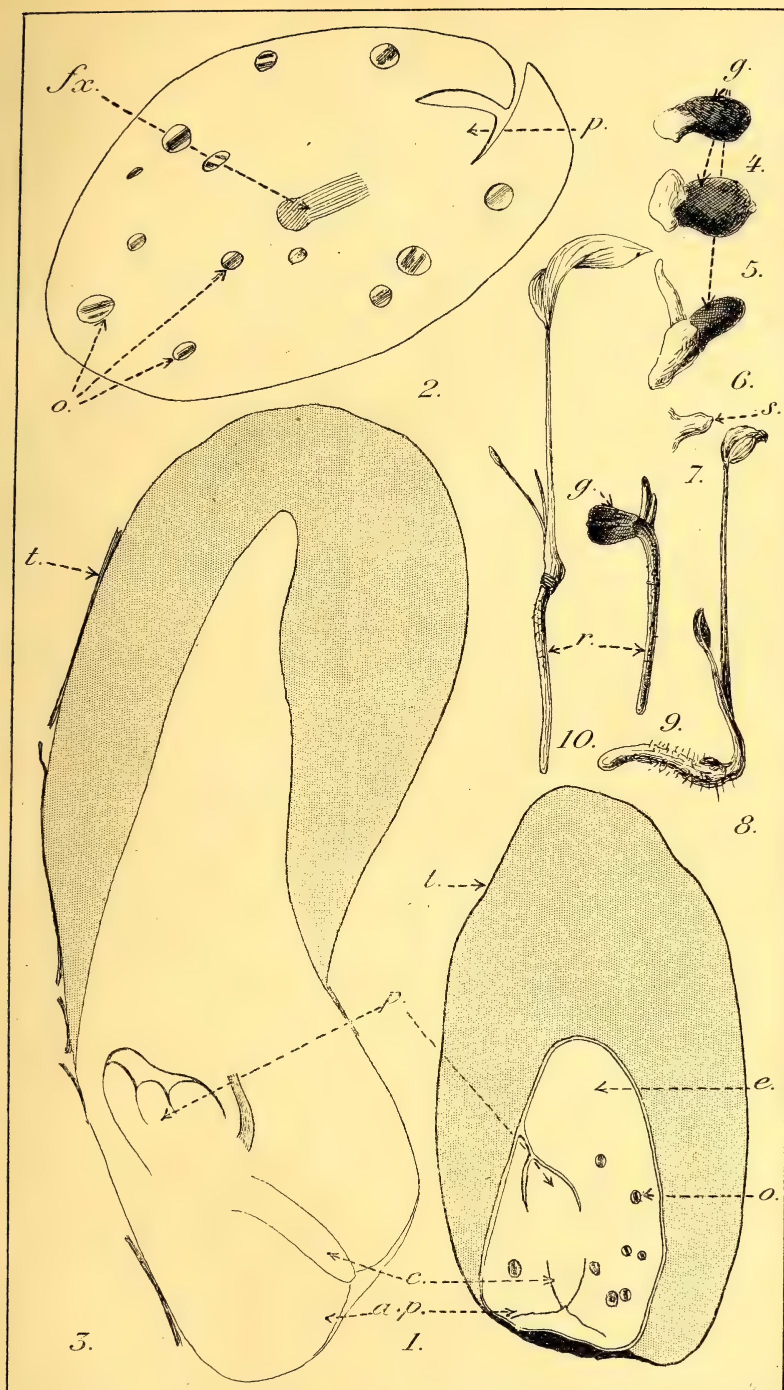
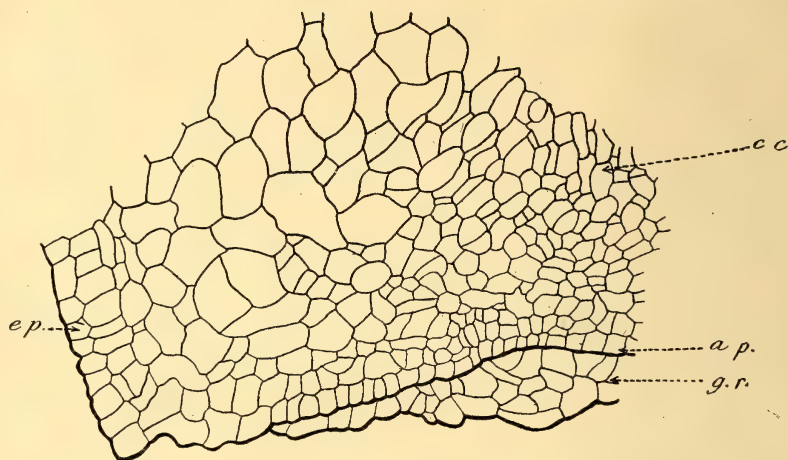


PLANCHE I.

1.



2.

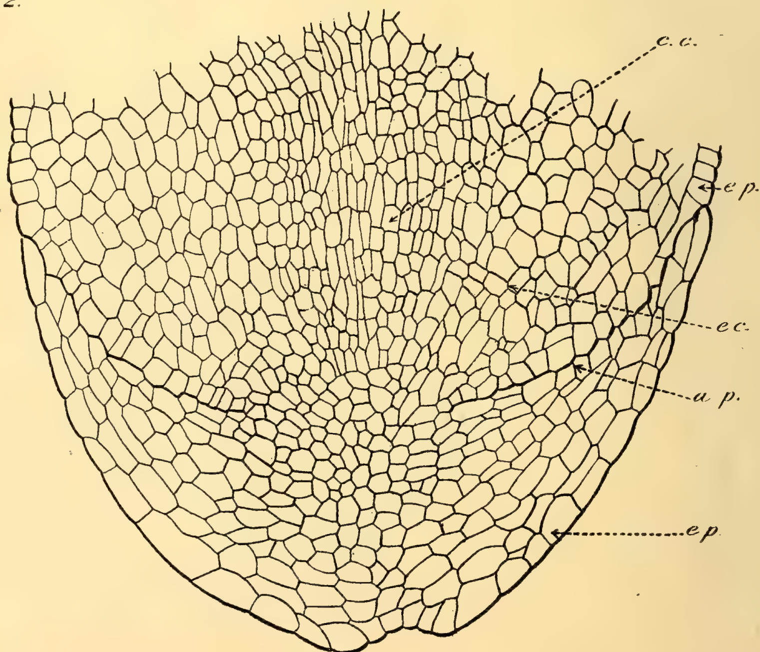


PLANCHE II.

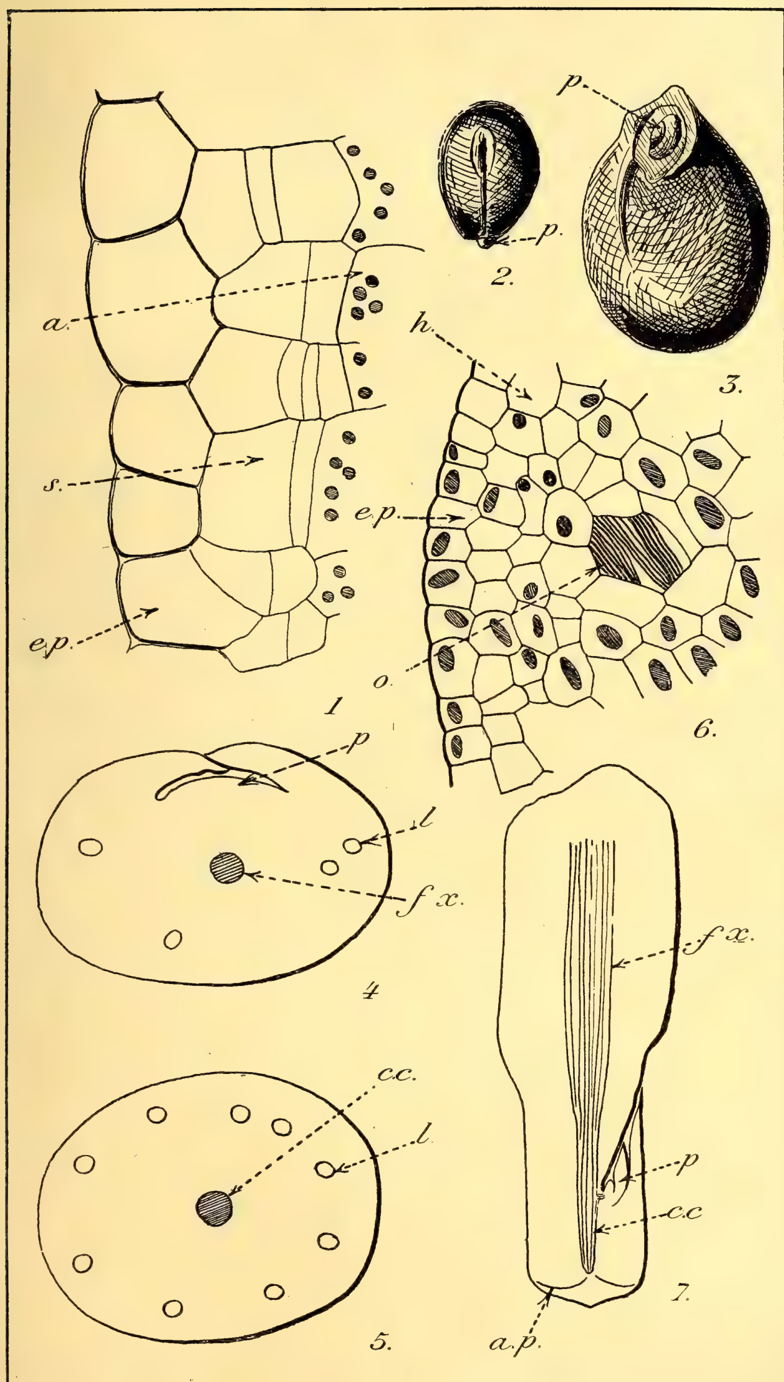


PLANCHE III

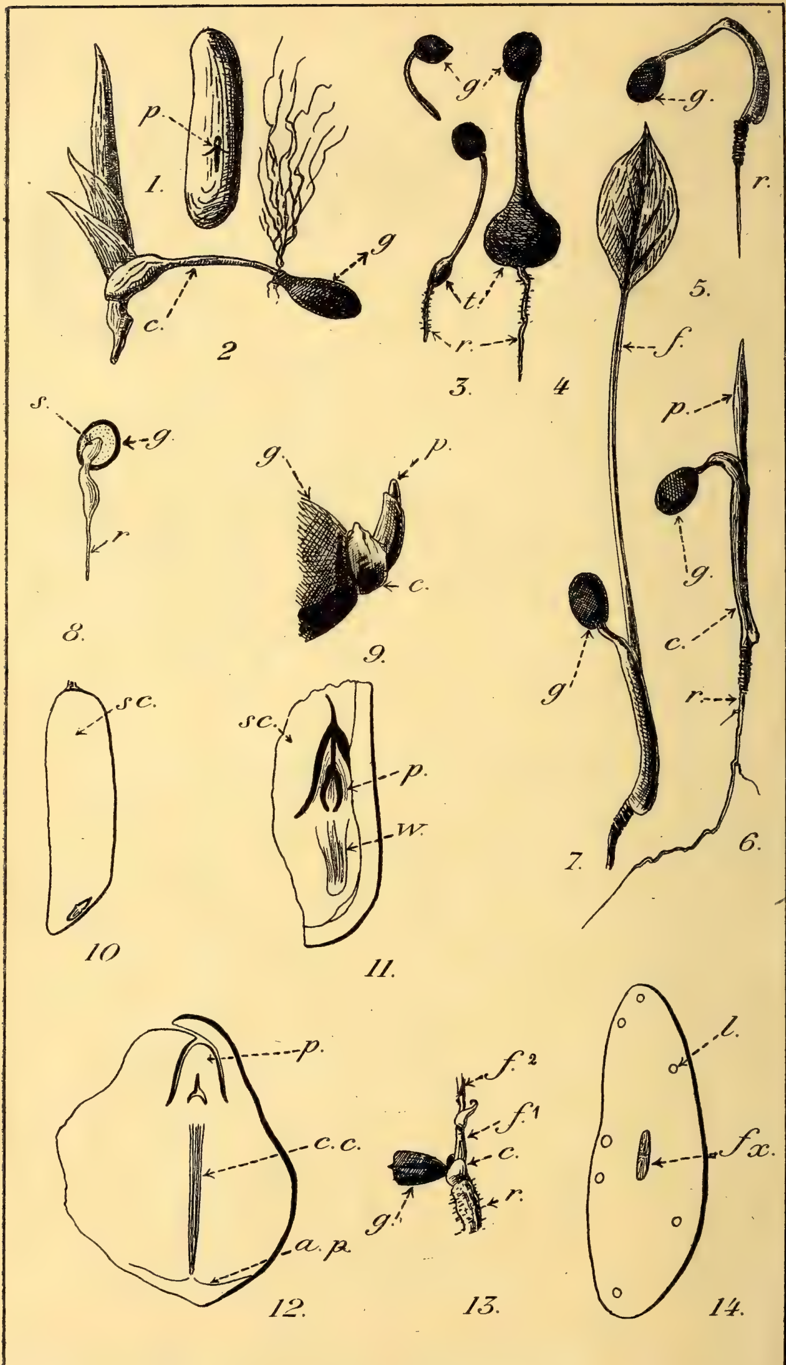

p.
1.
g
c.
2
g.
t.
r.
3.
4
g.
r.
5.
f.
p.
s.
g.
r
8.
g.
p.
c.
9.
g.
c.
r.
g.
7.
6.
sc.
10
sc.
p.
w.
11.
p.
c.c.
a.p.
12.
f.2
f.1
c.
r.
g.
13.
l.
fx.
14.

PLANCHE IV.

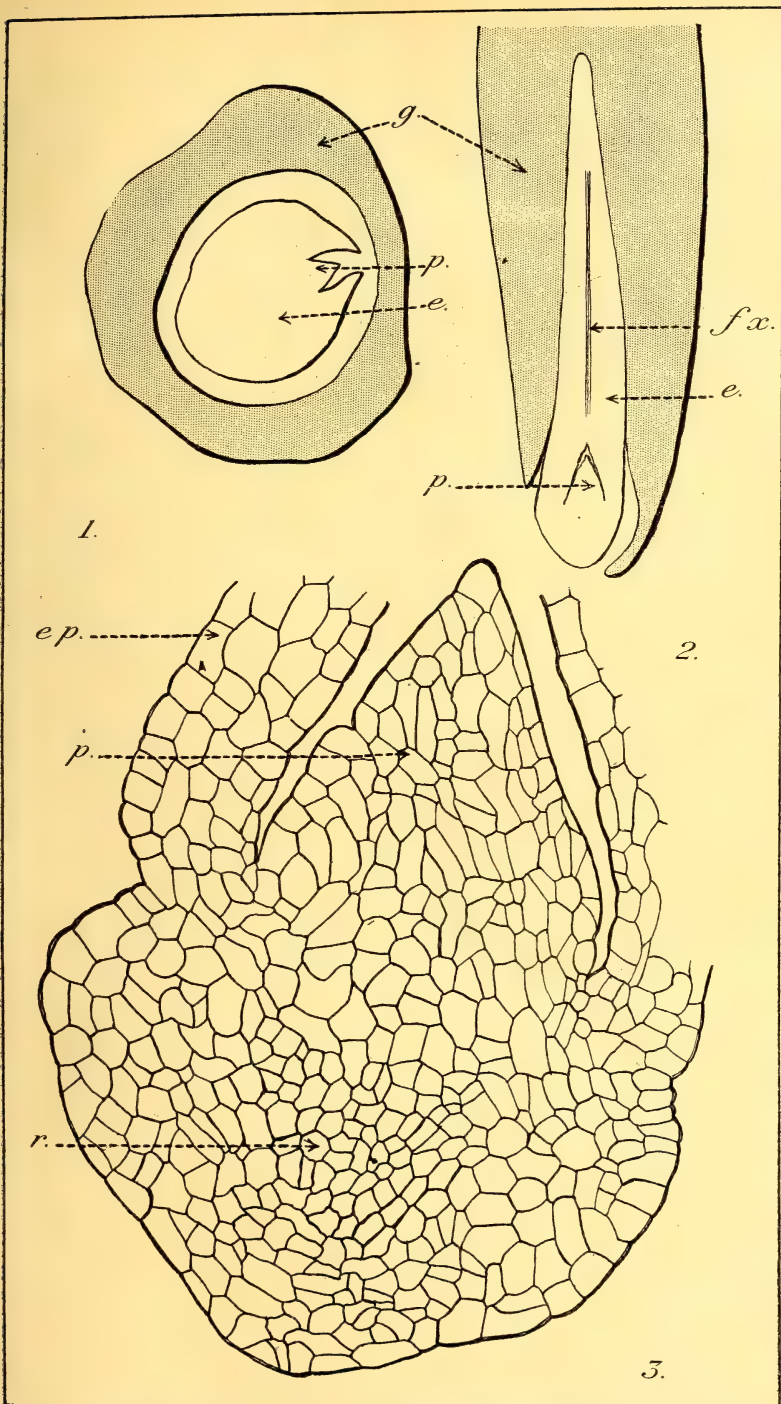


PLANCHE V.

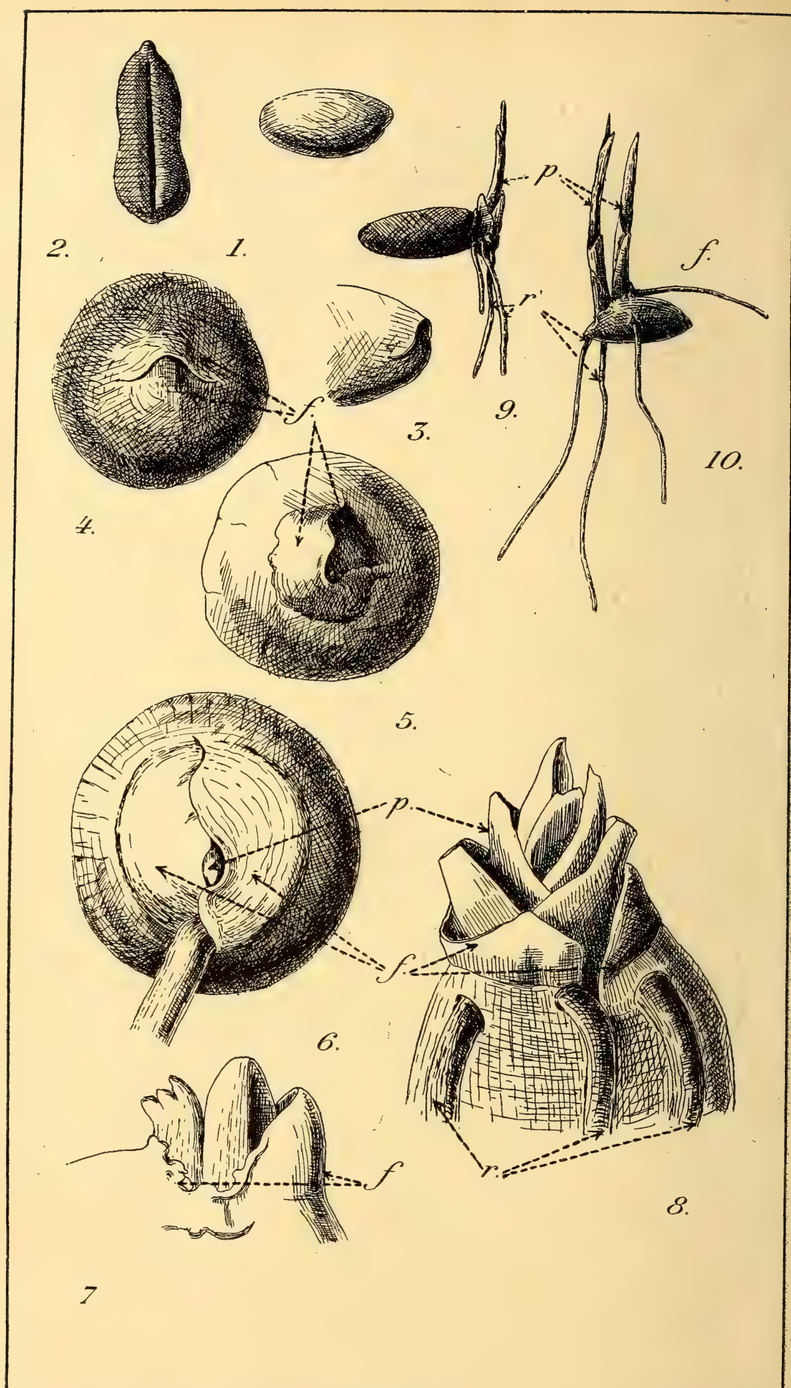


PLANCHE VI.

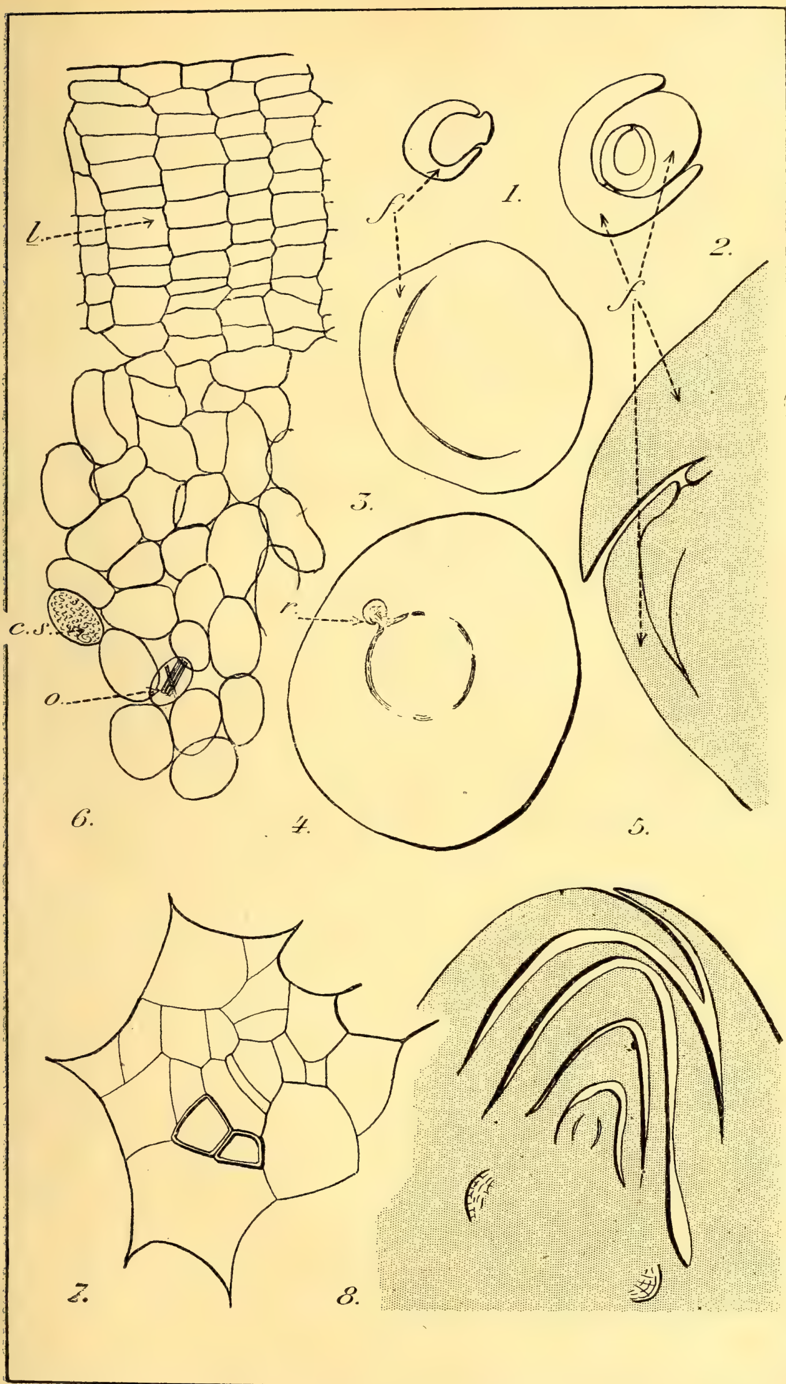


PLANCHE VII.



PLANCHE VIII.

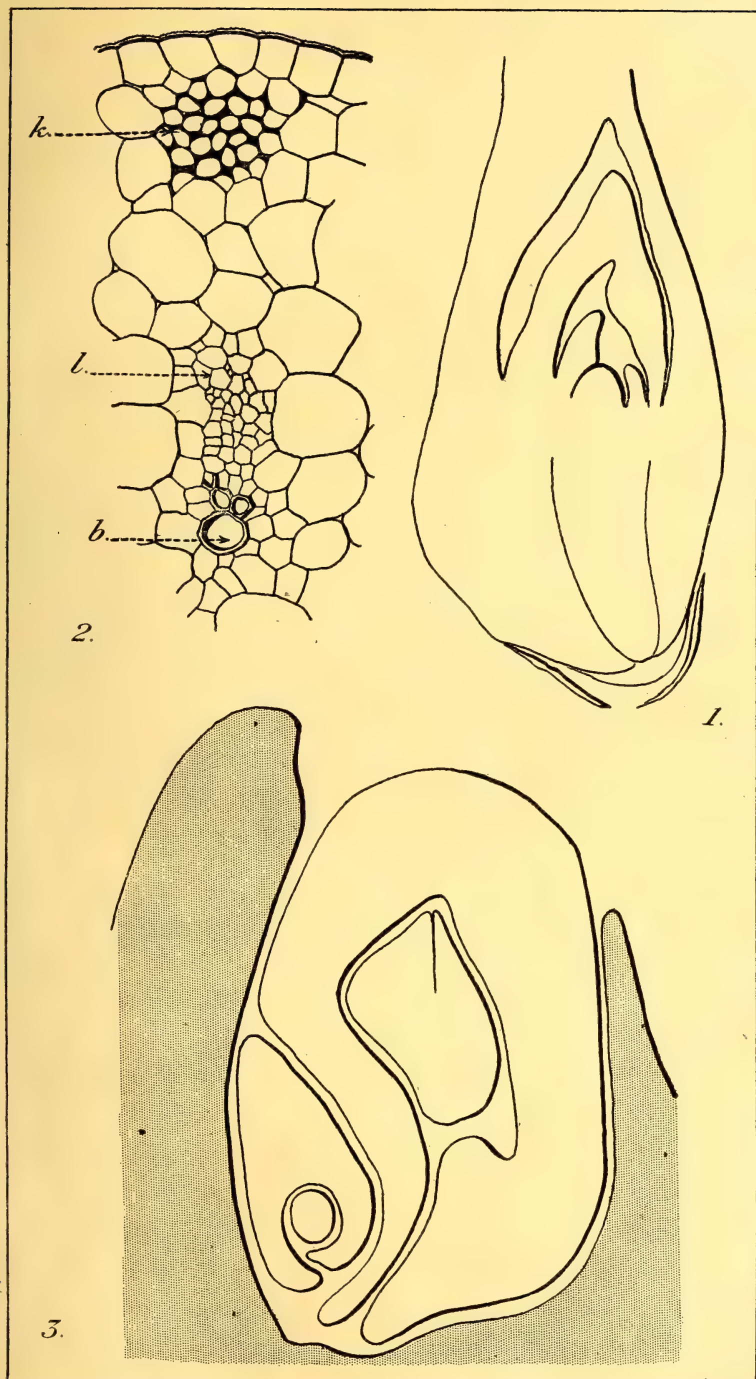


PLANCHE IX.

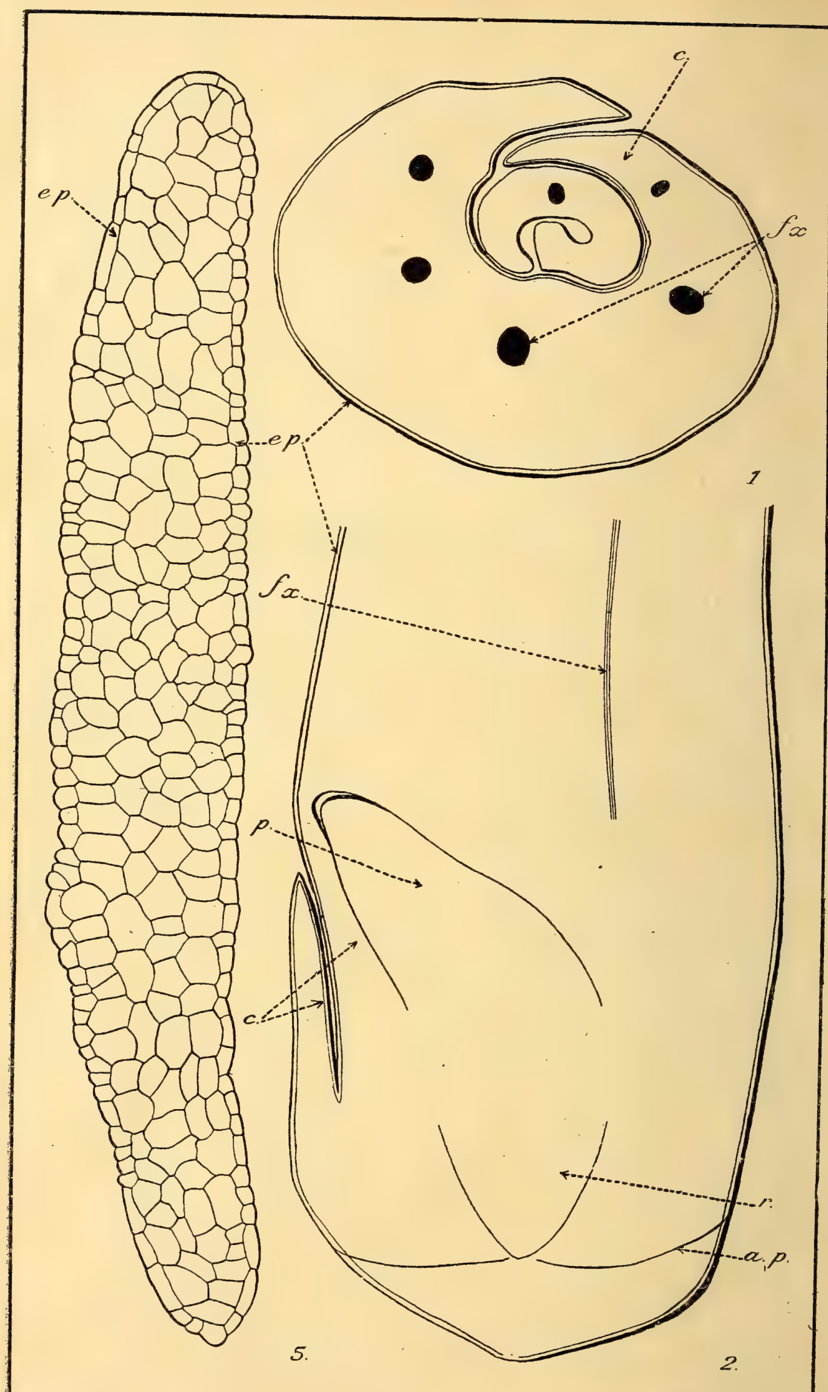


PLANCHE X.

SYMBIOSE ET TUBÉRISATION

Par M. Joseph MAGROU

INTRODUCTION (1)

1. **Cycle évolutif des plantes à tubercules.** — Un grand nombre de plantes, au lieu d'atteindre par une évolution graduelle leur forme adulte, ont un cycle évolutif comportant la succession de deux formes différentes ; on distingue alors, en général, une forme juvénile, prédominante ou exclusive au début, et une forme adulte, prédominante ou exclusive à la fin du développement.

Un exemple classique de ce mode de développement « hétéroblastique » est fourni par les plantes à tubercules. Deux phases alternent dans l'évolution de ces plantes : une phase de différenciation, caractérisée par le développement de tiges feuillées et de racines de structure normale ; une phase de tubérisation, caractérisée par « un retard dans la différenciation histologique et morphologique des points végétatifs ou des bourgeons, coïncidant avec la mise en réserve des aliments non utilisés pour la différenciation ».

Cette définition de la tubérisation, due à Noël Bernard [1], est largement compréhensive : elle englobe non seulement le cas des plantes à tiges ou à racines renflées, mais encore le cas des plantes à bulbes ou à rhizomes, ou, plus généralement, des végétaux pourvus d'organes pérennants. Ainsi comprise, la tubérisation apparaît comme un phénomène d'une grande généralité, et l'on peut se demander si son existence chez les

(1) Les numéros entre [ ] renvoient à l'Index bibliographique.

espèces les plus diverses n'est pas le résultat d'une convergence, due à quelque condition de vie qui leur serait commune.

2. **Facteurs physiques de la tubérisation.** — En fait, la propriété de produire des tubercules est au nombre des caractères dont l'apparition peut dépendre de l'action de facteurs externes. Il est facile, dans des conditions de culture bien définies, de provoquer expérimentalement la tubérisation d'un grand nombre d'espèces en les soumettant à l'influence de facteurs physico-chimiques simples, notamment en élevant artificiellement la concentration de leur sève. De telles expériences renseignent sur le mécanisme physique de la tubérisation ; elles peuvent, dans une certaine mesure, expliquer la formation de tubercules chez des plantes cultivées, soumises à des soins culturaux qui ont pour effet d'augmenter la concentration du milieu nutritif. Mais les conditions où elles sont réalisées (cultures dans des solutions concentrées de glucose ou d'autres produits chimiques) sont trop particulières pour rendre compte de la tubérisation des plantes sauvages, qui vivent communément aux dépens de milieux nutritifs pauvres. S'il est vrai que, dans les conditions naturelles de vie, la production des tubercules soit sous la dépendance d'un facteur externe, ce facteur doit être d'ordre aussi universel que la tubérisation même.

3. **La symbiose.** — Dès le début de ses recherches sur la symbiose, Noël Bernard a suggéré que la tubérisation était une conséquence et un symptôme de l'infestation des racines par des Champignons filamenteux endophytes. La vie en commun des plantes supérieures avec des Champignons est un phénomène très répandu ; or il est remarquable que ces cas de symbiose, dont on a reconnu l'existence chez la presque totalité des plantes vivaces sauvages, font défaut chez les plantes annuelles. Il n'était donc pas invraisemblable de penser, *a priori*, qu'une infestation parasitaire ait pu être cette circonstance naturelle amenant à l'état vivace les plantes arrivées aujourd'hui à se reproduire normalement par tubercules.

4. **Cas des Ophrydées.** — Noël BERNARD a réussi à démontrer cette hypothèse dans le cas des Orchidées. On sait que les plantes de cette famille hébergent régulièrement des Champignons dans les cellules de leurs racines. Or, ce sont toutes des plantes vivaces, à tubercules ou à rhizomes, et, chez la plupart d'entre elles, l'alternance des phases de différenciation et de tubérisation est particulièrement marquée. Par une étude attentive du cycle évolutif, portant surtout sur des représentants de la tribu des Ophrydées, Noël BERNARD [1] a d'abord reconnu l'existence d'une corrélation étroite entre la symbiose et la tubérisation.

Une Ophrydée adulte produit, tous les ans, au moins un tubercule qui s'isole au cours du printemps, entraînant le bourgeon qui l'a formé. Ce bourgeon se développe activement à la fin de l'été ; il différencie une tige feuillée et souvent une hampe florifère ; à l'aisselle des feuilles inférieures apparaissent des bourgeons qui ont d'abord un aspect normal et forment leurs premières feuilles. Cette période de différenciation est en même temps une période d'autonomie ; le tubercule est, en effet, indemne d'infestation, et les racines absorbantes éphémères qui, chez les Ophrydées, sont seules envahies par le Champignon, n'ont pas encore fait leur apparition. Ces racines sortent de la base de la tige à la fin de septembre et, dès qu'elles ont atteint quelques centimètres de long, elles sont pénétrées par les endophytes venus du sol. Dès lors, le mode de développement change brusquement. Les bourgeons axillaires cessent de produire de nouvelles feuilles, et, dès le mois d'octobre, l'un d'eux au moins se renfle en un tubercule qui grossit rapidement. Quant aux autres, ils meurent souvent sans s'être différenciés davantage; mais, s'il arrive qu'ils se développent, c'est toujours en se tubérisant. Au cours de cette seconde période, qui s'étend d'octobre à juin, la plante ne différencie plus de parties nouvelles ; elle se borne à déployer au printemps les feuilles et les fleurs qu'elle avait formées à l'automne, mais tous ses jeunes bourgeons se montrent incapables de produire des rameaux : ils meurent ou se tubérisent. Pendant toute la durée de la phase de tubérisation, les racines de la plante

sont largement envahies par les Champignons. Le mode particulier de croissance qui a pour résultat la formation des tubercules apparaît donc lié à l'infestation des racines. Chez les nombreuses Orchidées qui ont, à l'état adulte, un cycle évolutif comparable à celui des Ophrydées, on retrouve la même relation entre l'infestation et la tubérisation; les périodes de différenciation sont toujours des périodes d'autonomie, et, par contre, les tubercules ou articles de rhizomes ne se forment jamais qu'après l'invasion des racines par les Champignons.

5. **Tubérisation précoce des Orchidées.** — L'influence de la symbiose sur le développement a pu être démontrée par des expériences décisives, du jour où Noël Bernard [4, 5] a réussi à isoler en cultures pures les endophytes des Orchidées. Ces Champignons, rapportés par Noël Bernard au genre *Rhizoctonia*, se groupent en trois espèces, dont l'une (*R. repens*) est commune à un grand nombre de genres d'Orchidées, tandis que les deux autres (*R. lanuginosa* et *R. mucoroides*) sont spéciales à un petit nombre de genres hautement différenciés. Les graines rudimentaires des Orchidées, à embryon indifférencié et dépourvues de réserves, sont incapables de germination autonome. Prélevées aseptiquement dans le fruit mûr, et semées sur des milieux nutritifs convenables, dans des tubes stérilisés et maintenus à l'abri de l'invasion des microorganismes, elles restent indéfiniment inertes, ou tout au plus arrivent à gonfler légèrement et à verdir. Mais, dès que l'on introduit dans le tube de culture le *Rhizoctonia* convenable, les filaments de ce Champignon pénètrent les embryons, et la germination commence aussitôt. Or ces graines, qui ne sont capables de germer qu'après l'invasion de leurs cellules par le mycélium symbiotique, ont un mode de développement aberrant par rapport à celui des autres végétaux ; au lieu de produire, comme les graines qui germent sans le concours de Champignons, des plantules grêles, enracinées dans le sol et pourvues d'une tige à feuilles espacées, elles se renflent, dès le début de leur développement, en un petit tubercule bientôt surmonté d'un bouquet de feuilles.

Chez de rares Orchidées, telles que le *Bletilla hyacinthina*, la germination peut se faire avec ou sans Champignons ; en l'absence de Rhizoctones, les graines de *Bletilla* donnent des plantules élancées et grêles, analogues aux formes juvéniles de la plupart des végétaux ; associées aux Champignons, elles germent au contraire, comme les autres Orchidées, en un tubercule embryonnaire.

6. **La théorie de Noël Bernard.** — Ces expériences montrent d'une façon décisive que la tubérisation précoce des plantules d'Orchidées est liée à la haute adaptation de ces plantes à la symbiose, qui, pour la plupart d'entre elles, est obligatoire dès le début de la vie. Des formes juvéniles tubérisées très comparables à celles des Orchidées existent d'ailleurs chez les Lycopodiacées, les Ophioglossées et les Psilotacées ; chez ces Cryptogames vasculaires inférieures, le prothalle, aussi bien que l'embryon, ne peut se développer qu'avec le concours de Champignons symbiotiques, et l'un et l'autre ont la forme et la structure des plantules tubérisées d'Orchidées. Il ne saurait s'agir en pareil cas d'une ressemblance phylogénétique ; seule la symbiose, qui réalise pour ces deux groupes de plantes une condition de vie commune, peut rendre compte d'une si parfaite analogie entre des êtres aussi distants.

S'appuyant sur ces phénomènes remarquables de convergence, et d'autre part sur les études statistiques qui révèlent l'existence à peu près constante de mycorhizes chez les plantes sauvages pourvues d'organes pérennants, Noël Bernard a proposé d'envisager l'apparition de l'état vivace comme une conséquence de la haute adaptation des plantes à la vie commune avec des Champignons ; il a déduit de cette conception une théorie générale de l'évolution du règne végétal sous l'influence de la symbiose [5]. Cette manière nouvelle d'envisager le problème de l'origine des espèces ouvre à la recherche expérimentale de vastes domaines. En faisant entrevoir le déterminisme de l'apparition de l'état vivace chez le sporophyte des plantes supérieures, elle pose, entre autres, le problème de l'origine des plantes vasculaires.

7. **Objet du travail.** — Avant d'aborder l'étude expérimentale de questions aussi générales et, sans doute, aussi ardues, il est utile de rechercher au préalable si l'hypothèse de l'origine parasitaire des organes pérennants, démontrée dans le cas des Orchidées, peut être vérifiée directement dans d'autres groupes de végétaux.

C'est à de tels essais de vérification expérimentale que sera consacré le présent travail. J'espère montrer, par l'histoire de la Pomme de terre, de l'*Orobus tuberosus* et des Mercuriales, que, chez des plantes fort éloignées des Orchidées, la symbiose agit sur le développement dans le sens prévu par Noël Bernard. S'il en est ainsi, un nouvel argument sera fourni à l'appui de la doctrine qu'il a formulée. Ainsi étayée par des faits nouveaux se rapportant à des cas variés, cette doctrine pourra paraître un guide plus sûr pour l'étude des problèmes les plus élevés de la biologie générale.

En terminant cet exposé historique, il importe de bien préciser la signification à attribuer au mot de symbiose. Ce terme est communément dévié de son sens étymologique et implique, pour beaucoup de naturalistes, la croyance à une association mutualistique à bénéfices réciproques pour les deux êtres associés. En fait, comme l'observe Noël Bernard, dans la plupart des cas de symbiose, on sait seulement que l'association des microorganismes et des plantes est intime et habituelle. C'est dans ce sens purement objectif d'union intime et durable, et sans aucune arrière-pensée finaliste, que la symbiose sera envisagée dans ce qui va suivre. Ainsi compris, les phénomènes groupés sous ce vocable rentrent dans le cas général des associations entre microbes et êtres supérieurs dont les maladies infectieuses représentent une modalité fréquente.

Partant de là, j'examinerai, du point de vue de la pathologie comparée, les lois qui, dans la symbiose, règlent les rapports réciproques du parasite et de l'hôte.

Je me suis placé, dans tout le cours de ce travail, au point de vue évolutionniste qui a dominé les recherches de Noël Bernard. L'étude histologique des mycorhizes des plantes

adultes, telle qu'elle a été souvent pratiquée, offre, en effet, peu de ressources pour comprendre les origines de la symbiose et son retentissement sur l'évolution des êtres qui s'y trouvent soumis. Pour chacun des cas étudiés ci-dessous, l'histoire du développement sera retracée, autant que possible, à partir de la germination de la graine, et des cultures comparatives en présence et en l'absence du Champignon symbiotique permettront d'apprécier l'influence de la symbiose sur le cycle évolutif.

CHAPITRE PREMIER

SYMBIOSE ET TUBÉRISATION CHEZ LA POMME DE TERRE

8. **Comparaison de la Pomme de terre et des Ophrydées.** — Si la relation entre la tubérisation et la symbiose, découverte par Noël Bernard chez les Orchidées, offre quelque degré de généralité, la Pomme de terre est une des plantes chez lesquelles on devait être d'abord tenté d'en vérifier l'existence. Le cycle évolutif de la Pomme de terre, à l'état adulte, est, en effet, exactement superposable à celui des Ophrydées venues de tubercules. Un tubercule de Pomme de terre, planté dans le sol, commence par différencier ses bourgeons en tiges feuillées portant ou non des ébauches florales ; des bourgeons de second ordre situés à la partie inférieure des tiges évoluent en stolons grêles souterrains, qui souvent se redressent à leur extrémité et sortent du sol en donnant des rameaux feuillés aériens. Cette période de différenciation active a une durée variable suivant la variété considérée ; puis, brusquement, le mode de développement change : les bourgeons terminaux des jeunes stolons souterrains cessent de se différencier en tiges grêles ; ils se renflent en tubercules, où s'accumulent d'abondantes réserves amylacées. En même temps, les bourgeons aériens sont complètement arrêtés dans leur développement ; ils déploient encore les feuilles et les fleurs qu'ils avaient déjà formées, mais ne différencient plus de parties nouvelles, et tout l'appareil aérien de la plante ne tarde pas à se faner, le plus souvent sans avoir mûri ses fruits.

L'alternance des phases de différenciation et de tubérisation est donc ici aussi nettement marquée que chez les Ophry-

dées, et il était naturel de penser qu'elle était sous la dépendance du même déterminisme. Aussi, dès ses premiers travaux, Noël Bernard [1] a-t-il tenté de pousser plus loin la comparaison entre les Orchidées à tubercules et la Pomme de terre, en recherchant s'il y avait chez cette dernière plante une infestation cryptogamique des racines coïncidant avec la tubérisation. Mais, tandis que des recherches de cet ordre, poursuivies parallèlement chez les Orchidées, aboutissaient très vite aux plus brillants résultats, elles se heurtaient dans le cas de la Pomme de terre à de sérieuses difficultés.

Dans les racines de la Pomme de terre cultivée, on trouve bien, çà et là, quelques Champignons filamenteux, mais leur présence est irrégulière et leur développement faible. D'autre part, ces Champignons n'ont ni la localisation précise, ni l'aspect très particulier qui caractérisent les endophytes des plantes à mycorhizes. Noël Bernard [1] a étudié expérimentalement l'action d'un *Fusarium* isolé des racines ainsi infestées ; en le répandant dans le sol, au pied de Pommes de terre en voie de développement, il a bien provoqué une apparition plus précoce des tubercules, mais non les résultats décisifs qu'il escomptait. Après une longue étude, il était arrivé à se convaincre que les infestations constatées chez la Pomme de terre cultivée n'étaient que des « associations banales, sans permanence, sans fixité, sans effet notable », et qu'elles n'avaient rien de commun avec les mycorhizes proprement dites qu'il espérait découvrir dans ce cas.

Devant cette constatation, fallait-il abandonner une hypothèse qui se montrait féconde dans l'étude des Orchidées et qui permettait de coordonner d'une manière satisfaisante de nombreux faits relatifs aux plantes les plus variées ? Noël Bernard ne l'a pas pensé, et, confiant dans la valeur des inductions qui l'avaient guidé, il reprenait l'étude du problème d'un point de vue nouveau.

9. **Les mycorhizes des « Solanum ».** — Chez la plupart des plantes à mycorhizes, les endophytes sont strictement localisés dans les racines absorbantes et n'envahissent ni les tubercules ni les rhizomes. Si, dans des conditions nor-

males de vie, la Pomme de terre hébergeait des Champignons symbiotiques, il n'est donc pas étonnant que, propagée depuis des siècles par la culture au moyen de tubercules dépourvus de Champignons, et transplantée sans cesse dans des terrains nouveaux, fort éloignés de son habitat naturel, elle se soit à la longue affranchie de son commensal. Ce n'était donc pas chez nos Pommes de terre cultivées et transplantées, mais bien chez leurs ancêtres sauvages, prélevés dans leurs stations naturelles sud-américaines, que l'on pouvait espérer découvrir le Champignon prévu par l'hypothèse.

N'ayant pu tout d'abord se procurer les matériaux nécessaires pour cette étude, et s'appuyant sur ce fait, constaté chez les Orchidées, qu'un même endophyte peut être commun à un grand nombre d'espèces de la même famille, Noël Bernard eut l'idée de rechercher si la symbiose qu'il prévoyait ne se retrouverait pas chez les congénères vivaces de la Pomme de terre qui n'ont pas été soumis à la culture. Déjà M. Janse [18] avait décrit chez le *Solanum verbascifolium* des forêts vierges de Java des mycorhizes parfaitement caractérisées. Noël Bernard [7, 9] a entrepris à ce point de vue une étude de nos Douces-Amères indigènes, et, conformément à ses prévisions, il a retrouvé dans leurs racines une large infestation par un Champignon de même type, dont il a donné une description histologique détaillée.

10. **Le « Solanum Maglia ».** — Avec Mme Noël Bernard [10], nous avons pu vérifier directement l'hypothèse de l'infestation de la Pomme de terre sauvage, en étudiant un pied de *Solanum Maglia*, récolté au Chili dans une station naturelle éloignée de toute culture. Parmi les nombreuses espèces de *Solanum* tubérifères sauvages originaires de l'Amérique, le *Solanum Maglia* est celle qui se rapproche le plus du *Solanum tuberosum* cultivé. Il n'en diffère guère que par son port, et par ses tubercules, qui, portés à l'extrémité de longs stolons, sont petits, à peau lisse, rougeâtres, à chair aqueuse. Mais ses fleurs à sépales prolongés par une pointe et à corolle rotacée, ses fruits sphériques, sont identiques aux fleurs et aux fruits du *Solanum tuberosum*. Aussi Darwin considé-

rait-il cette plante comme le type sauvage de nos Pommes de terre comestibles. A l'époque de la découverte de l'Amérique, la Pomme de terre était cultivée depuis un temps immémorial dans les régions montagneuses du Chili et du Pérou; il est vraisemblable qu'elle dérivait de l'adaptation à la culture, réalisée à une époque lointaine, d'un type spontané identique ou analogue au *Solanum Maglia.*

Or, chez cette dernière espèce, nous avons constaté l'existence d'une infestation par un endophyte du type décrit par Noël Bernard chez le *Solanum Dulcamara* et par M. Janse chez le *Solanum verbascifolium.* Le Champignon envahit largement les fines radicelles ; il forme dans les assises moyennes de l'écorce des plages infestées étendues, où l'on retrouve, avec toute la netteté désirable, les pelotons, les arbuscules et les sporangioles caractéristiques des Champignons de mycorhizes. Cette observation démontre que, conformément aux prévisions de Noël Bernard, la Pomme de terre dérive d'ancêtres normalement soumis à la symbiose avec des Champignons endophytes. La disparition du microorganisme commensal chez le *Solanum tuberosum* cultivé n'est qu'un accident, dû à la mise en culture de la plante et à sa transplantation constante dans des terrains nouveaux.

Toutefois, si, dans ce cas encore, il y a relation de cause à effet entre la symbiose et la tubérisation, il peut paraître étonnant que les Pommes de terre aient continué à produire des tubercules après s'être affranchies de leurs hôtes. Il est probable qu'il intervient ici quelqu'une de ces actions physicochimiques que l'on sait capables de suppléer à la symbiose et de provoquer la tubérisation en l'absence de microorganismes. Chez les Orchidées même, Noël Bernard a réussi à substituer à la symbiose, pourtant obligatoire dans les conditions naturelles de vie, l'action de milieux de cultures concentrés, et a obtenu par ce moyen la germination des graines et la tubérisation des embryons. Les soins agricoles, tels que la fumure du sol, auxquels les Pommes de terre sont soumises dans la culture, ont précisément pour effet d'augmenter la concentration du milieu nutritif où elles végètent, tandis que la sélection rigoureuse des semences ne laisse sub-

sister, à chaque génération, que les individus les plus sensibles à l'action des conditions artificielles de vie réalisées par les agriculteurs. Il est vraisemblable qu'en l'absence de sélection et de soins culturaux, les Pommes de terre cesseraient à la longue de tubériser. En fait, des exemples de semblables dégénérescences sont bien connus et montrent que la propriété de produire des tubercules ne s'est pas maintenue sans peine chez ces plantes. Au XVIIIe siècle, au moment où, grâce aux efforts de PARMENTIER, la culture de la Pomme de terre commençait à se propager largement en France, il était fréquent d'observer des champs entiers où tous les pieds produisaient en abondance des tiges feuillées, des fleurs et des fruits, mais ne formaient pas de tubercules.

DE L'ESCLUSE, qui, le premier, cultiva la Pomme de terre en Europe, à la fin du XVIe siècle, signale que les plantes issues de graines évoluaient de même sans tubériser. « C'est, dit Noël BERNARD [7], grâce à des efforts méthodiques ou inconscients de sélection et de culture que les agriculteurs ont pu conserver à la plante sa propriété la plus utile, et il est fort probable qu'ici, comme en d'autres cas, les hommes ont substitué à des circonstances naturelles des conditions tout autres, bien que capables d'entraîner des effets équivalents.

11. **Infestation expérimentale du « Solanum tuberosum ».** — D'ailleurs, le Champignon capable de vivre en symbiose avec les *Solanum* étant découvert, il devenait possible de vérifier expérimentalement son influence sur le développement de la Pomme de terre. A cet effet, j'ai semé des graines de *Solanum tuberosum*, appartenant pour la plupart à la variété « Jaune de Norvège », dans un sol prélevé à la campagne, dans une lande inculte, au pied de Douces-Amères chez lesquelles l'existence de mycorhizes avait été préalablement constatée. Dans ce sol argileux pauvre, non additionné d'engrais, le développement s'est fait avec lenteur, et les plantes sont longtemps demeurées naines. Plusieurs d'entre elles ont été prélevées quelques semaines après le semis ; elles avaient, au bout de ce temps, déployé leurs cotylédons ; leurs premières feuilles étaient différenciées, et leurs racines commençaient

à se ramifier. L'examen histologique a montré, chez la plupart de ces plantules, un envahissement des racines par un Champignon identique à celui qui, normalement, infeste la Douce-Amère et le *Solanum Maglia*. Le mycélium traverse sans difficulté l'assise pilifère ; il est arrêté plus longtemps par l'assise subéreuse, qu'il arrive à pénétrer par un processus très particulier qui sera décrit plus loin (chap. IV, § 27) ; après quoi, il se localise dans l'assise moyenne de l'écorce, où il commence à se pelotonner.

Dans les stades qui suivent la germination, les jeunes Pommes de terre se laissent donc pénétrer assez régulièrement par le Champignon et, jusque-là, les phénomènes du développement sont les mêmes pour toutes, mais, par la suite, le sort de l'association ainsi ébauchée varie suivant les individus ; aux différences que l'on constate dans la modalité de l'infection correspondent des différences dans le mode de développement de la plante.

12. **Influence de la symbiose sur le développement.** — Des échantillons soumis à l'expérience ont été prélevés au bout de temps qui ont varié de quatre mois et demi à six mois et demi après le semis. A chaque prélèvement ainsi effectué, j'ai noté l'existence de deux types bien distincts de plantes. Chez les plantes du premier type, les bourgeons axillaires du nœud cotylédonaire et les autres bourgeons de la base de la tige s'étaient différenciés en rameaux grêles ; tantôt toutes les ramifications ainsi formées se dressaient hors du sol sous forme de tiges feuillées aussi développées que la tige principale ; la plante prenait en pareil cas l'aspect d'un buisson touffu, abondamment ramifié dès la base (pl. I, fig. 1 et 2). Tantôt, quelques-uns seulement des rameaux nés de la base de la tige avaient évolué en branches aériennes ; les autres s'étaient développés en stolons souterrains ; mais ces stolons, très allongés, terminés par un bouquet de petites feuilles et souvent redressés à leur extrémité, ne portaient en aucun cas trace de tubercules (Pl. II et III, fig. 1).

Chez les plantes du second type, au contraire, les bourgeons de la base de la tige, après une courte période d'élongation,

avaient cessé de se différencier et s'étaient renflés en tubercules en arrière du bourgeon terminal. Les échantillons de cette catégorie, très différents des premiers, étaient donc formés par un axe feuillé aérien unique, portant à sa base une touffe de courts stolons souterrains, renflés en tubercules à leur extrémité (Pl. I, fig. 3 et 4; Pl. II et III, fig. 2).

L'examen de coupes en série pratiquées dans les racines chez des échantillons de l'un et de l'autre type a montré qu'à chacun des deux modes de végétation correspondait une réaction différente de la plante vis-à-vis du microorganisme envahisseur. Chez les plantes tubérisées, les racines sont largement envahies par le Champignon, qui forme, dans l'assise moyenne de l'écorce, des plages infestées vastes et nombreuses. Les troncs mycéliens principaux sont de calibre irrégulier ; ils ne sont pas cloisonnés, ou du moins ne présentent que des cloisons rares et disposées sans ordre ; ils renferment un protoplasma réticulé et de nombreux noyaux (Pl. VI, fig. 2). Ils forment dans les cellules des pelotons moins serrés que ceux des Orchidées, d'où naissent des rameaux secondaires, qui se ramifient dichotomiquement en ramuscules de plus en plus ténus. Ces fins rameaux dichotomes s'enchevêtrent d'une manière complexe, formant des buissons touffus qui remplissent la cavité des cellules (Pl. VI, fig. 3). De telles formations, connues sous le nom d'arbuscules, sont caractéristiques des Champignons de mycorhizes.

A un stade ultérieur, les arbuscules s'altèrent et se transforment en corps de dégénérescence multilobés, réfringents et surcolorables, décrits par M. Janse chez d'autres plantes à mycorhizes, sous le nom de sporangioles (pl. VI; fig. 4 et 5). Mais, dans les plages même où les arbuscules sont totalement détruits et transformés en corps de dégénérescence volumineux, les troncs mycéliens principaux restent bien vivants et continuent à propager l'infestation dans les cellules voisines. Chez les plantes tubérisées, une symbiose durable s'est donc établie entre l'endophyte et l'hôte qui l'héberge.

Il n'en est pas de même chez les Pommes de terre qui évoluent sans produire de tubercules : ici, le Champignon

pénètre bien çà et là quelques cellules des racines, mais il est rapidement digéré par ces cellules et ne produit ainsi qu'une infestation très restreinte. Les plages infestées, rares et peu étendues, passeraient inaperçues sans un examen minutieux de coupes en séries, pratiquées dans la totalité des racines de la plante. Les Champignons qui les forment sont complètement détruits (Pl. VI, fig. 6) : les troncs mycéliens sont surcolorables, rétractés, vidés de leur contenu protoplasmique ; les sporangioles manquent ou sont de petite taille, ce qui indique que les arbuscules ne se sont pas différenciés, ou du moins n'ont pas eu le temps d'atteindre leur complet développement. Les plantes de cette catégorie, par une réaction d'immunité précoce et brutale (1), se sont affranchies de leurs hôtes dès leurs premières tentatives de pénétration ; elles ont ensuite parcouru tout le cours de leur évolution à l'état de vie autonome.

En résumé, parmi les plantes exposées à la pénétration de l'endophyte, celles qui se sont adaptées à la symbiose ont tubérisé les bourgeons terminaux de leurs rameaux secondaires ; celles qui se sont affranchies du Champignon et ont mené une existence autonome ont différencié en rameaux feuillés les bourgeons de la base de la tige et n'ont pas produit de tubercules (2). Or, chaque série d'expériences a porté sur des plantes appartenant à la même variété et cultivées dans des conditions identiques de terrain, d'aération et d'éclairement ; des échantillons de l'un et de l'autre type se rencontraient communément dans le même pot ; la symbiose est donc le seul facteur qui ait varié chez les plantes en expérience, le seul par conséquent dont on puisse invoquer l'action pour expliquer les différences constatées dans le mode de végétation.

13. **Culture aseptique de la Pomme de terre.** — J'ai néanmoins, à titre de contrôle, tenté d'obtenir le développement

(1) Les mécanismes d'immunité par lesquels les plantes détruisent leurs hôtes ou limitent leur progression sont étudiés dans le chapitre IV.
(2) Les statistiques sur lesquelles se fondent ces conclusions sont résumées dans l'appendice, sous forme de tableaux.

de la Pomme de terre dans des conditions d'asepsie rigoureuse. A cet effet, des graines ont été semées, après stérilisation par l'eau oxygénée, sur un milieu nutritif gélosé (1) renfermé dans des tubes bouchés au coton et stérilisés. Malheureusement, ces conditions de culture se sont montrées très défavorables à l'élevage des plantules de Pomme de terre, qui, après plusieurs mois de végétation, étaient encore réduites à une tige feuillée grêle, filiforme, à feuilles espacées et complètement atrophiées. A la vérité, ces plantes aseptiques n'ont pas produit de tubercules, mais leur développement était trop anormal pour fournir un terme de comparaison utile avec les plantes infestées. Par contre, dans un essai du même genre, M. Molliard [1] a réussi à obtenir des plantules de Pomme de terre bien développées sur des milieux minéraux additionnés ou non de glucose. Après cinq mois, les plantes cultivées dans ces conditions avaient développé une tige principale pourvue de feuilles de dimensions normales, et en aucun cas les rameaux secondaires de la partie inférieure de la plante n'avaient produit de tubercules. Ce n'est qu'en favorisant, au moyen d'un artifice particulier, l'absorption des sucres par les racines que M. Molliard a pu obtenir des plantes aseptiques à tiges aériennes épaisses, chargées d'amidon, qu'il considère comme homologues de tubercules.

Les conclusions que M. Molliard tire de ces constatations seront rapportées avec plus de détails dans un chapitre ultérieur (chap. V, § 38). Je ne retiens pour le moment de son expérience que ce fait, concordant avec les résultats exposés ci-dessus, que la Pomme de terre issue de graine, cultivée à l'abri de tout microorganisme, et en l'absence de tout artifice ayant pour effet d'augmenter la concentration de la sève, évolue sans produire de tubercules.

Les expériences qui font l'objet du présent chapitre n'impliquent pas que la symbiose soit le seul facteur capable d'entraîner la tubérisation de la Pomme de terre. Il est vraisem-

(1) Le milieu employé est le même qui a servi pour les cultures aseptiques d'*Orobus tuberosus*. Sa composition est donnée ci-dessous (§ 15).

blable que les agriculteurs qui propagent la plante par voie de semis réalisent empiriquement des conditions artificielles équivalentes et capables d'entraîner les mêmes effets. Les faits que j'ai rapportés indiquent tout au moins que, dans des sols pauvres, comparables aux milieux de culture que les plantes rencontrent communément dans la nature, la symbiose peut exercer une influence décisive sur la production des tubercules. Ils confirment par là, dans le cas particulier de la Pomme de terre, les vues générales de Noël Bernard sur le déterminisme de la tubérisation.

CHAPITRE II

HISTOIRE DE L' « OROBUS TUBEROSUS »

14. **Mode de végétation de la plante adulte.** — L'*Orobus tuberosus* L. (1) est une Légumineuse printanière que l'on trouve localisée dans des stations bien limitées, généralement dans les sous-bois sablonneux. A l'état adulte, la plante est pourvue d'un abondant système de longues tiges souterraines portant de place en place des renflements tubéreux. L'un de ces tubercules, vraisemblablement le plus anciennement formé, est plus volumineux que les autres ; de forme irrégulière, bosselé, il paraît résulter de la coalescence de plusieurs tubérosités élémentaires ; la surface en est rugueuse et la couleur noire (fig. 1, T). Tout le système souterrain de la plante rayonne autour de cette souche tubérisée primaire, qui donne naissance à un abondant chevelu de racines et à des tiges souterraines de deux sortes : les unes, les plus anciennes, sont colorées en noir ; les autres, d'apparition plus récente, sont dépourvues de pigments. La plupart de ces rameaux portent, à plus ou moins de distance du gros tubercule d'où ils sont issus, des renflements en forme de toupie d'où naissent, au nombre de deux ou trois en moyenne, des rejets souterrains eux-mêmes tubérisés aux nœuds (fig. 1, t_2, t_3, t_4). Les stolons se terminent dans le sol par un bourgeon non renflé, ou, après un trajet souterrain souvent fort long, se redressent en tiges feuillées aériennes (fig. 1, *f*).

L'étude anatomique des tubercules montre qu'ils ont une structure de tige typique ; on y trouve des faisceaux libéro-ligneux, au nombre de quatre en moyenne, disposés en croix

(1) Syn. : *Lathyrus montanus* Bernh. = *Lathyrus macrorhyzus* Wimmer.

et se rejoignant au centre du tubercule. Chacun des faisceaux ligneux apparaît, en coupe transversale, extrêmement étroit



Fig. 1. — *Orobus tuberosus* adulte, en octobre. — T, tubercule primaire ; *s*, tiges souterraines ; t_2, t_3, t_4, tubercules de deuxième, troisième et quatrième ordres ; *f*, tige feuillée aérienne. Réduit aux 2/3 de la grandeur naturelle.

par rapport à sa longueur ; il est formé de deux à quatre files de vaisseaux disposés en rangées radiales, entremêlés de quelques faisceaux fibreux. Il existe une assise génératrice

libéro-ligneuse qui fonctionne au niveau des faisceaux et dans leur intervalle. Les rayons médullaires ont la forme de quadrants circonscrits par les faisceaux ; ils sont formés de grandes cellules parenchymateuses isodiamétriques, disposées en files radiales, et remplies de grains d'amidon. L'écorce, mince relativement aux dimensions du cylindre central, est formée de même d'un parenchyme amylacé, à l'exception de ses assises les plus externes, qui sont subérifiées.

L'examen des coupes pratiquées à travers le gros tubercule bosselé que l'on trouve à la base de la plante montre qu'il renferme plusieurs systèmes vasculaires libéro-ligneux, affectant chacun la disposition qui vient d'être décrite, et réunis par des faisceaux anastomotiques. Ce tubercule a donc bien la structure complexe que révélait son aspect extérieur : il est formé par la coalescence de plusieurs tubercules élémentaires.

Les racines des plantes récoltées dans les stations naturelles hébergent constamment un endophyte, décrit pour la première fois par M. Gallaud [17] (1). Cet endophyte présente tous les caractères des Champignons de mycorhizes; il a des troncs mycéliens volumineux, intercellulaires, qui rampent dans les méats suivant l'axe de la racine et donnent naissance à des rameaux latéraux qui pénètrent dans les cellules corticales et s'y résolvent en arbuscules à ramifications dichotomiques d'une admirable netteté (Pl. VII, fig. 1). L'état de l'endophyte varie d'ailleurs, comme on le verra plus loin, avec la saison, et avec l'âge de la racine qui le renferme.

L'*Orobus tuberosus*, en dépit de son infestation constante, a des graines capables de germination autonome, qui se déve-

(1) Les individus soumis à la culture peuvent éventuellement s'affranchir de la symbiose. J'ai cherché les Champignons en vain dans un pied d'*Orobus tuberosus* provenant du jardin botanique de la Faculté de Pharmacie, que je dois à l'obligeance de M. Guignard. Dans la lettre jointe à l'envoi de cet échantillon, M. Guignard me signale que la culture de la plante est d'ailleurs assez aléatoire ; cela tient vraisemblablement à l'absence de l'endophyte dans les sols où elle est bouturée. Ce retour à la vie autonome consécutif à la mise en culture est à rapprocher des faits observés chez la Pomme de terre.

loppent bien en milieu stérilisé. L'étude des cultures aseptiques permettra de préciser les homologies et le mode de formation des tubercules et fournira le moyen d'apprécier l'influence de l'endophyte sur le développement de la plante.

15. **Développement en milieu aseptique.** — Des graines d'*Orobus tuberosus*, stérilisées par une immersion de six heures dans l'eau oxygénée, sont transportées aseptiquement sur des plaques de coton imbibées d'eau de source, préalablement stérilisées et renfermées dans des fioles de culture triangulaires. Les premières germinations apparaissent peu de jours après le semis, mais d'autres ne se produisent qu'au bout de plusieurs mois. Toute graine qui germe est aussitôt transportée, au moyen d'une anse de platine flambée, dans un large tube de culture renfermant le milieu nutritif suivant, stérilisé à l'autoclave :

Sulfate de magnésium	0gr,5
Sulfate de sodium	0gr,5
Nitrate de potassium	0gr,5
Phosphate bipotassique	0gr,5
Chlorure de calcium	0gr,5
Tartrate de potassium	0gr,5
Tartrate ferrico-potassique	0gr,01
Gélose à 8,7 p. 1 000 dans l'eau distillée	1 000 cent. cubes (1).

Les nombreuses graines qui ont été semées dans de telles conditions ont donné des plantules qui, cultivées aseptiquement sur le milieu ci-dessus, ont évolué suivant un type uniforme. Les cotylédons, au moins au début et parfois pendant toute la durée du développement, restent inclus dans le tégument de la graine, et l'axe hypocotylé demeure court ; la germination se manifeste d'abord par l'apparition d'une radicule bientôt ramifiée et d'une tigelle qui se différencie en une haute tige feuillée, atteignant rapidement une hauteur de 10 centimètres en moyenne, à entre-nœuds allongés, à feuilles bien développées et pourvues de deux folioles ; cette tige primaire se bifurque souvent au niveau de

(1) L'abaissement du point de congélation de cette solution minérale est égal à 0°,09. La technique de la préparation de la gélose nutritive est donnée en appendice.

son premier nœud et se ramifie en outre à des hauteurs diverses. Dès qu'elle a atteint ce degré de développement (quatre-vingts jours en moyenne après la germination), on voit apparaître à la base de la plante deux bourgeons, situés chacun à l'aisselle de l'une des feuilles cotylédonaires (fig. 2); ces bourgeons se différencient rapidement en hautes tiges feuillées, qui ne tardent pas à atteindre l'état de développement de la tige principale. Des bourgeons adventifs

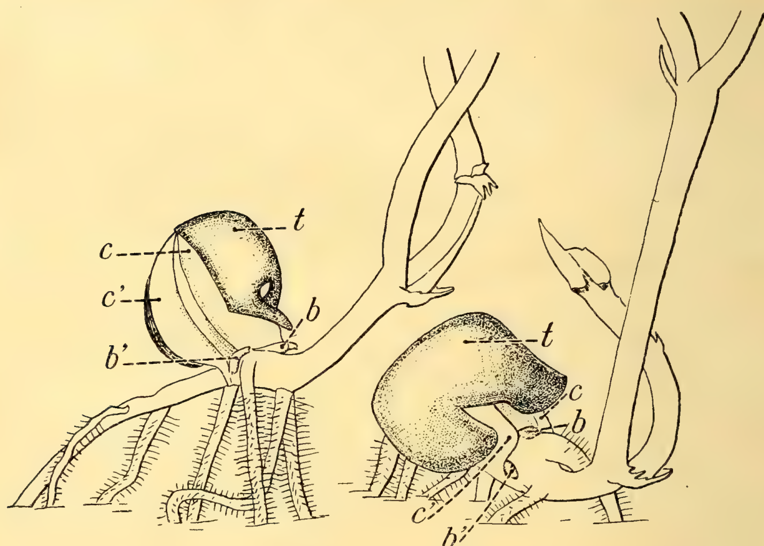


Fig. 2. — Base de la tige de deux plantules aseptiques d'*Orobus tuberosus*, en gélose, cent dix-huit jours après la germination: — *t*, tégument de la graine ; *c*, *c'*, cotylédons ; *b*, *b'*, bourgeons axillaires du nœud cotylédonaire, en voie de développement. Gr. = 4.

continuent ensuite d'apparaître successivement et en nombre indéfini à l'aisselle des cotylédons et se développent à leur tour en tiges feuillées (fig. 3). L'apparition et l'élongation des bourgeons axillaires du nœud cotylédonaire se produisent ainsi sans interruption jusqu'à la mort de la plante, qui finit par se dessécher après neuf ou dix mois de végétation (1).

Ce mode de développement, caractérisé par la différenciation rapide des bourgeons adventifs de la base de la tige, donne à la plante un port particulier : tous les pieds d'*Orobus*

(1) On peut retarder de quelques mois la dessiccation totale en arrosant de temps en temps les cultures avec de l'eau stérilisée.

tuberosus cultivés aseptiquement sont, en effet, très rameux dès la base et ont un aspect buissonnant caractéristique (Pl. IV, fig. 1 et 2), rappelant celui des Pommes de terre

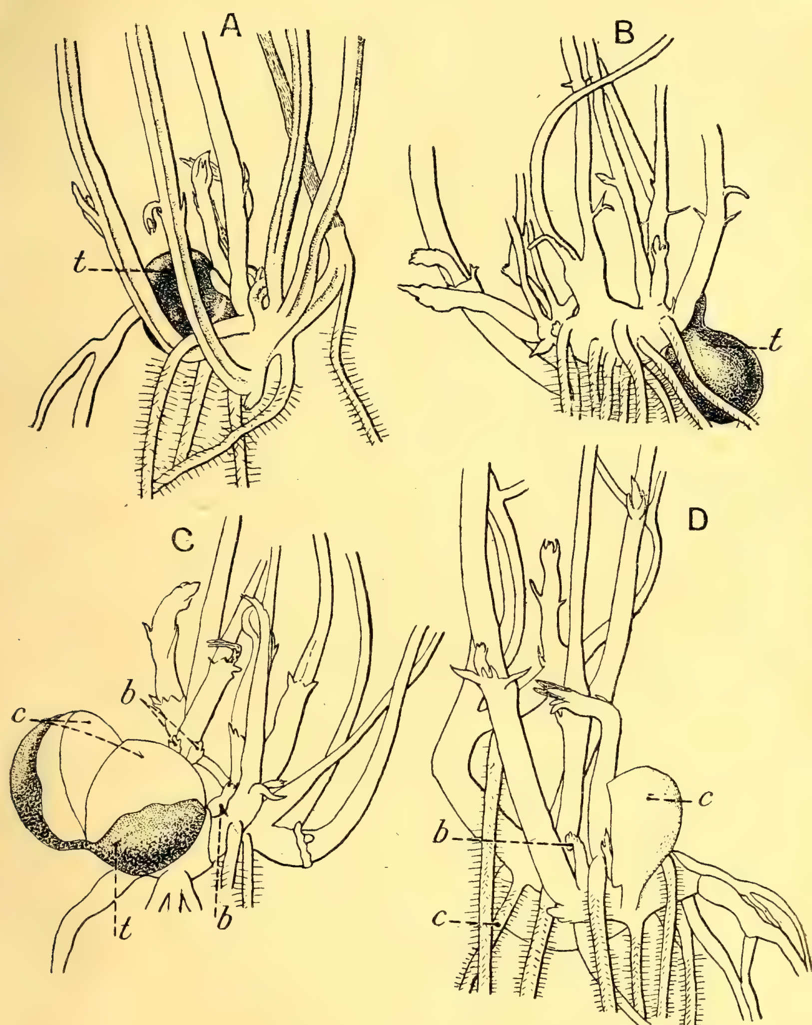


Fig. 3. — Parties basilaires d'*Orobus tuberosus* cultivés aseptiquement en gélose, montrant de nombreux rameaux aériens développés aux dépens des bourgeons du nœud cotylédonaire. — *t*, tégument de la graine ; *c*, cotylédons ; *b*, bourgeons en voie de différenciation. — Les plantules A, B, C et D sont âgées respectivement de quatre mois et demi, huit mois, neuf mois et un an. Gr. = 3,5.

étudiées plus haut, qui, après destruction totale de leurs endophytes, ont différencié leurs bourgeons adventifs en tiges feuillées non tubérisées.

16. **Développement en présence de l'endophyte.** — Le développement se fait selon un mode différent chez les plantes qui vivent en symbiose avec leur endophyte spécifique. Il est facile de réaliser l'infestation expérimentale des plantules : il suffit pour cela de semer des graines dans un sol prélevé dans une station naturelle, au pied d'*Orobus tuberosus* infestés. Chez les jeunes pieds cultivés ainsi, la pénétration du Champignon s'effectue dans les stades qui suivent la

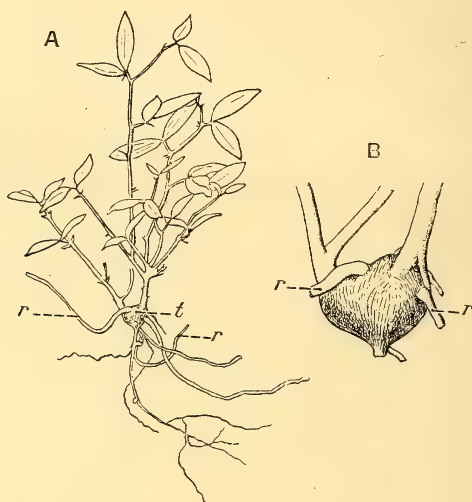


Fig. 4. — A, plantule d'*Orobus tuberosus*, âgée de cinq mois, développée en présence de l'endophyte : *t*, tubercule basilaire ; *r*, racines. Réduit aux 2/3 de la grandeur naturelle. — B, le tubercule de la même plante, grossi trois fois : *r*, racines.

germination, après la différenciation des premières racines ; mais ici toutes les plantes envahies contractent avec l'endophyte une association durable ; on n'observe pas chez l'Orobe, comme chez la Pomme de terre, de cas d'immunité précoce, où la plante détruit d'emblée, et en totalité, les microorganismes envahisseurs.

Chez ces plantes régulièrement infestées, les premiers stades du développement sont les mêmes que chez les plantules aseptiques ; la tigelle se différencie rapidement en une tige feuillée, puis un, ou rarement deux rameaux secondaires se développent à partir de bourgeons situés à l'aisselle des cotylédons. Après quoi, la différenciation des rameaux feuillés

basilaires s'interrompt, et la base de la tige, en une zone correspondant à l'insertion des cotylédons, se renfle en un petit tubercule en forme de toupie, de coloration brunâtre, semblable, toutes proportions gardées, aux tubercules de la plante adulte (fig. 4 et 5 ; Pl. V, fig. 1). Ce n'est qu'ultérieurement, après une période de repos plus ou moins prolongée, que ce tubercule peut « germer » en donnant une poussée de tiges feuillées aériennes (Pl. V, fig. 2). Après plusieurs mois de végétation, les plantes ainsi développées, avec leur appa-

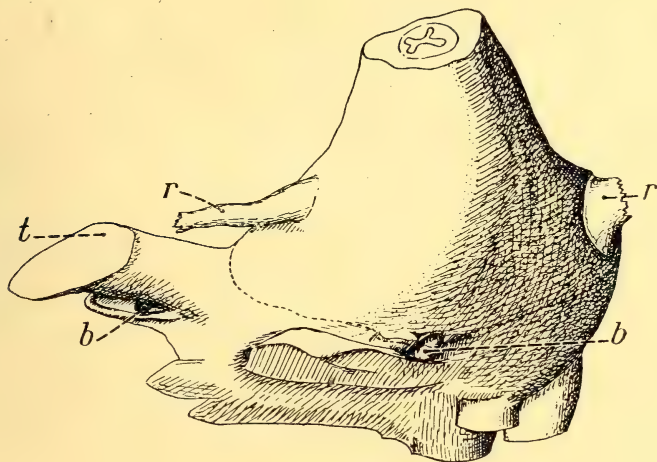


Fig. 5. — Tubercule basilaire d'une plantule d'*Orobus tuberosus* développée en présence de l'endophyte. Reconstitution d'après des coupes en série. — *b*, bourgeons avortés ; *r*, racines ; *t*, tige secondaire. Le trait pointillé indique le niveau de la coupe représentée dans la planche V (fig. 3). Gr. = 17.

reil aérien réduit à deux tiges feuillées et leur tubercule basilaire, diffèrent profondément, par leur port, des plantes aseptiques de même âge, qui ont l'aspect de buissons touffus, abondamment ramifiés dès la base.

La structure du tubercule basilaire des jeunes plantes issues de graines est essentiellement la même que celle des tubercules plus volumineux des plantes adultes (Pl. V, fig. 3). Le système vasculaire, très réduit, se compose de quatre faisceaux libéro-ligneux étroits, disposés en croix et confluents au centre du tubercule ; entre les faisceaux, les rayons médullaires, qui représentent la plus grande partie de la masse du tubercule, sont formés par un parenchyme amy-

lacé, à grandes cellules isodiamétriques disposées en files radiales. Il existe une assise génératrice libéro-ligneuse. L'écorce, subérifiée sans ses couches superficielles, est amylifère dans la plus grande partie de son épaisseur. De plus, l'examen de coupes en série pratiquées au travers de tels tubercules montre qu'ils portent à leur surface, à des hauteurs diverses, des bourgeons rudimentaires, réduits à un méristème terminal et à quelques ébauches foliaires (fig. 5, et Pl. V, fig. 3). Les cellules de ces bourgeons ne manifestent aucune tendance à la différenciation ni à l'élongation; les divisions de leurs méristèmes aboutissent seulement à la formation de cellules isodiamétriques amylifères, qui contribuent à accroître l'épaisseur de l'écorce du tubercule. Chez les plantes aseptiques, la structure de la base de la tige est différente; on n'observe plus là, comme chez les plantes infestées, de retard dans la différenciation histologique et morphologique des points végétatifs; les bourgeons adventifs de l'aisselle des cotylédons s'allongent dès leur apparition en pousses feuillées, dont il est aisé de suivre le développement sur des coupes en série. De plus, l'écorce est ici moins épaisse, les faisceaux libéro-ligneux sont plus nombreux et plus développés que chez les plantes tubérisées; enfin le dépôt de grains d'amidon dans les cellules des rayons médullaires est irrégulier et faible. Seule, l'existence de formations secondaires libéro-ligneuses, qui est un trait de structure commun aux deux cas, rappelle les homologies de cette partie de la tige chez les plantes de l'un et de l'autre type.

17. **Expériences complémentaires.** — Les pieds d'*Orobus tuberosus* diffèrent donc par leur forme et par leur structure selon qu'ils sont ou non infestés. Toutefois, on peut objecter à l'expérience précédente que la symbiose n'est pas le seul facteur qui ait varié dans les deux lots de plantes. Le renouvellement de l'atmosphère est moins parfait dans les tubes bouchés au coton, où ont végété les plantules aseptiques, que dans les pots largement exposés à l'air, où les plantes infestées ont été cultivées; d'autre part, le milieu nutritif diffère dans les deux cas. Ces deux conditions peuvent n'avoir

pas été sans influence sur le mode du développement. Pour parer à cette objection, des graines en germination ont été transportées sur de la terre infestée placée au fond de tubes de mêmes dimensions que ceux où ont été faites les cultures aseptiques, et pareillement bouchés au coton. Le développement a été dans ces conditions moins exubérant que dans les pots, mais il s'est fait suivant le même type : la différen-

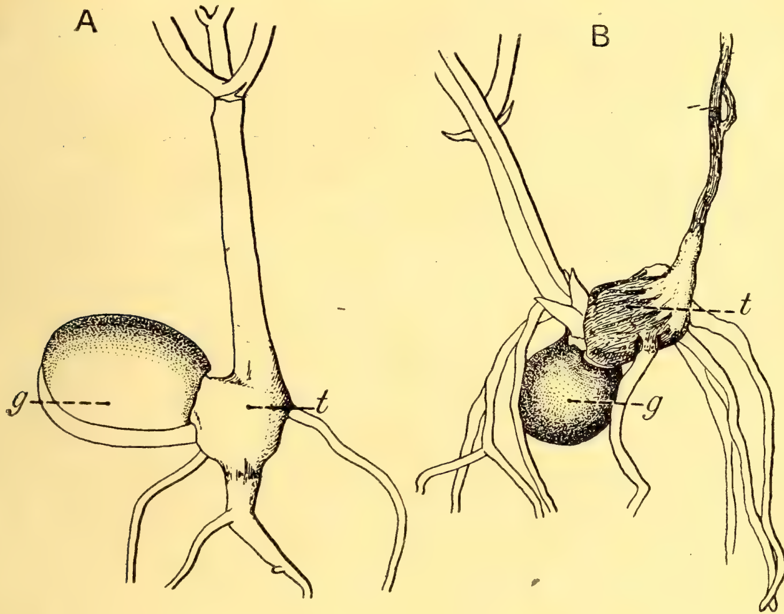


Fig. 6. — Parties basilaires d'*Orobus tuberosus*, cultivés en tubes en présence de l'endophyte. — *g*, graine ; *t*, tubercule. — A, plantule de huit mois ; B, plantule de neuf mois. Gr. = 3,5.

ciation des bourgeons de l'aisselle des cotylédons ne s'est pas produite, ou s'est interrompue après la formation d'un ou de deux rameaux secondaires, et un petit tubercule ayant la forme et la structure précédemment décrites s'est développé à la base de la tige (fig. 6, et Pl. IV, fig. 3). Une autre série de cultures a été faite dans des tubes renfermant de la terre de même provenance, mais stérilisée par chauffage à 120°. Ce milieu s'est montré très peu favorable aux jeunes plantes, qui n'y ont développé que des tiges naines, à feuilles réduites (Pl. IV, fig. 4) ; toutefois, chez les échantillons qui ont survécu, l'évolution, au point de vue qui nous occupe, a été la

même que chez les plantes cultivées aseptiquement en gélose : des tiges feuillées se sont développées successivement et en nombre indéfini à partir des bourgeons adventifs du nœud cotylédonaire, et aucun tubercule ne s'est formé à la base. Après ces vérifications complémentaires, l'existence d'une corrélation entre la symbiose et la tubérisation apparaît hautement vraisemblable.

18. **Comparaison de l' « Orobus tuberosus » et de la Pomme de terre.** — Le cycle évolutif de l'*Orobus tuberosus* est superposable, dans ses traits essentiels, à celui de la Pomme de terre. A une phase juvénile, caractérisée par le développement d'une tige feuillée (ou d'un petit nombre de tiges) de structure normale, succède dans les deux cas, chez les plantes infestées, une phase caractérisée par la tubérisation des bourgeons de la partie inférieure de la plante. Chez les plantes soustraites à l'action de l'endophyte, la phase de tubérisation n'existe pas ; les bourgeons adventifs basilaires développent des rameaux feuillés semblables à la tige principale. L'évolution des deux espèces diffère pourtant par deux traits importants. Chez la Pomme de terre, la tubérisation des rameaux basilaires se produit après une période d'élongation plus ou moins prolongée ; il en résulte que les tubercules sont portés à l'extrémité de stolons grêles plus ou moins longs. Chez l'*Orobus*, la tubérisation des bourgeons adventifs, plus précoce, n'est précédée d'aucune phase d'élongation, et les bourgeons tubérisés restent coalescents en une masse indivise, de telle sorte que le tubercule basilaire unique d'un *Orobus* issu de graine est homologue de la touffe de stolons tubérisés d'une Pomme de terre de même origine.

D'autre part, chez la Pomme de terre, dès que la tubérisation commence, les bourgeons aériens, déjà hautement différenciés, sont complètement arrêtés dans leur développement ; ils déploient encore les feuilles qu'ils avaient formées, et l'appareil aérien ne s'accroît plus notablement ensuite ; il ne tarde pas à se faner et à disparaître, ainsi que les racines. La plante reste alors réduite à ses bourgeons tubérisés, qui s'isolent dans le sol, et qui, à la saison suivante,

donnent une nouvelle poussée de tiges et de racines différenciées. Cette différenciation s'accompagne de la digestion des réserves accumulées dans le tubercule, qui dès lors commence à se flétrir et ne tarde pas à être complètement détruit. Les deux phases de différenciation et de tubérisation sont donc ici parfaitement distinctes, et la végétation est du type sympodial.

Chez l'Orobe, au contraire, le développement du tubercule ne s'accompagne pas de la destruction des tiges feuillées déjà développées, dont certaines peuvent persister encore lorsque commence, à la saison suivante, une nouvelle période de différenciation. Cette différenciation même n'entraîne pas la destruction du tubercule déjà formé ; ce dernier, en même temps qu'il développe ses bourgeons en tiges feuillées, continue à s'accroître par le jeu de ses formations secondaires. Les deux phases alternantes de différenciation et de tubérisation, au lieu d'être nettement séparées comme chez la Pomme de terre, empiètent l'une sur l'autre. Le cycle évolutif est caractérisé ici par la croissance indéfinie d'une partie de la tige principale, et ce n'est que tardivement, au moment de la tubérisation des stolons, qu'il s'établit un mode de végétation conforme au type sympodial.

Il reste à examiner si, à ces différences dans le cycle évolutif des deux plantes, correspondent des différences dans la modalité de la symbiose chez l'une et l'autre espèce.

19. **Symbiose périodique et symbiose continue.** — A de rares exceptions près, chez les plantes à mycorhizes, les endophytes restent strictement localisés dans les racines ; les tubercules, les tiges souterraines et aériennes sont constamment indemnes d'infestation. Il en résulte qu'une Pomme de terre, pendant la période de sa vie où elle est réduite à un tubercule isolé dans le sol, et dépourvu de racines, n'héberge pas de Champignons. C'est à la fin de cette phase de vie autonome que se différencie l'appareil aérien ; en même temps, les racines poussent et s'accroissent, et l'infestation peut se produire. Dès que, par suite du développement des racines, elle a atteint un certain degré, le mode de

végétation change, et les tubercules commencent à se former. Il y a donc ici symbiose intermittente, et à l'alternance des phases d'autonomie et d'infestation correspond une alternance non moins marquée de phases de différenciation et de tubérisation.

Chez l'*Orobus tuberosus,* au contraire, le système radical, au lieu de disparaître périodiquement tous les ans, persiste d'une année à l'autre. Si l'on déterre un pied d'Orobe au cours ou à la fin de l'hiver, en février ou mars, avant la poussée des jeunes racines du printemps, on le trouve porteur d'un chevelu de racines noires, relativement épaisses, pourvues de quelques nodosités bactériennes vidées ; ce sont là manifestement, comme l'indiquent au surplus leur différenciation ligneuse prononcée et l'exfoliation partielle de leur écorce, des racines de l'année précédente qui ont persisté dans le sol. Dans ces racines, l'endophyte est abondamment représenté par d'énormes filaments mycéliens, de calibre irrégulier, enkystés dans d'épaisses membranes à double contour, surcolorables (Pl. VII, fig. 2, *k*). Ces filaments enkystés sont bien des formes vivantes du Champignon, car ils sont pourvus, le plus souvent, d'un protoplasma réticulé et de noyaux. Ils représentent des formes de résistance, capables d'hiverner dans les racines et, le printemps venu, de servir de point de départ à une invasion nouvelle, ainsi qu'en témoigne la présence, à leur voisinage immédiat, de mycélium jeune, à membrane mince, aux dépens duquel des arbuscules commencent à se former (Pl. VII, fig. 2, *m. a*).

Il résulte de ces constatations que l'*Orobus tuberosus*, une fois infesté dans les premiers stades de son développement, héberge des Champignons vivants pendant tout le cours de sa vie. L'état de symbiose devient pour lui une condition de vie continue au lieu de n'être, comme chez la Pomme de terre, qu'une condition périodique. Cette continuité de la symbiose s'accompagne, chez l'Orobe, d'un mode de végétation particulier, caractérisé par la persistance des tubercules, qui, au lieu de disparaître au moment de la poussée des tiges différenciées, continuent à s'accroître indéfiniment.

La relation qui existe chez l'*Orobus tuberosus* entre la symbiose continue et le développement indéfini d'une partie de la tige primitive vérifie, dans un cas particulier, une loi générale, que Noël Bernard a déduite de ses recherches sur les Orchidées. Chez la plupart des plantes de cette famille, la symbiose est intermittente, et elle a pour corollaire une végétation de type sympodial. Mais chez certaines Orchidées hautement différenciées, qu'il s'agisse de plantes épiphytes comme les Sarcanthinées, ou terrestres comme le *Neottia Nidus-avis*, la symbiose, par suite de la croissance prolongée et de la persistance des racines, devient continue. « La continuité de l'état de symbiose, dit Noël Bernard [5], s'accompagne chez ces plantes d'un mode de végétation exceptionnel chez les Orchidées, mais manifestement secondaire et non primitif, puisqu'on le rencontre chez les plantes les plus évoluées de la famille. Au lieu qu'il pousse des tiges aériennes successives, enchaînées en sympode par l'intermédiaire de portions de rhizomes, il y a ici une tige unique à croissance indéfinie, qui naît du premier bourgeon différencié sur le protocorme et qui produit seulement des inflorescences latérales. La végétation est, comme on dit, devenue monopodiale. »

20. **Précocité de la tubérisation.** — Les cas de symbiose continue, où les deux organismes commensaux évoluent dans un état d'union intime et ininterrompue, représentent, sur les cas de symbiose intermittente, un progrès dans l'adaptation réciproque du Champignon et de la plante à la vie commune. En fait, chez l'endophyte de l'Orobe, la propriété de végéter dans les cellules vivantes de l'hôte, ou, si l'on veut, la « virulence », est un caractère plus constant que chez l'endophyte des *Solanum* : ce dernier, comme on l'a vu, ne parvient pas dans tous les cas à surmonter les difficultés de la vie commune et est parfois détruit dès ses premières tentatives de pénétration; au contraire, tous les pieds d'*Orobus tuberosus* exposés à l'atteinte de l'endophyte spécifique contractent avec lui une symbiose durable. Or Noël Bernard [5] a montré, par de belles expériences sur le *Bletilla hyacinthina*, que l'accroissement de la virulence des Champignons en-

traînait une formation de plus en plus précoce des tubercules. Partant de là, il est naturel de supposer que, chez l'Orobe, la tubérisation précoce des bourgeons de la base de la tige peut être liée au degré de virulence du Champignon.

Ainsi la théorie de Noël Bernard permet de rendre compte des divergences relevées dans le cycle évolutif de deux plantes à tubercules telles que la Pomme de terre et l'*Orobus tuberosus.*

21. **Immunité de l' « Orobus coccineus ».** — On sait qu'en règle générale les plantes annuelles, dépourvues de tubercules, sont également dépourvues de mycorhizes, tandis que les plantes vivaces en présentent régulièrement, au moins à l'état sauvage. D'autre part, la spécificité des Champignons n'est généralement pas rigoureuse; l'exemple des Solanées et celui des Orchidées montrent qu'un même endophyte peut être commun à plusieurs espèces d'un même genre, ou même à plusieurs genres d'une même famille. Il était donc intéressant, au point de vue des rapports de la symbiose et de la tubérisation, de rechercher comment un congénère annuel de l'*Orobus tuberosus* réagirait en présence de l'endophyte de cette dernière espèce.

A cet effet, des graines d'un Orobe annuel (*Orobus coccineus* Mill. = *Lathyrus sphæricus* Retz) ont été semées dans des pots renfermant de la terre prélevée dans les bois de Chaville, au pied d'*Orobus tuberosus* abondamment infestés. Comparativement, des semis aseptiques de la même espèce ont été faits dans des tubes renfermant le milieu nutritif gélosé qui avait servi pour la culture d'*Orobus tuberosus.* Les graines ont germé rapidement, et les plantes des deux lots sont rapidement devenues très rameuses dès la base ; elles ont donc adopté un mode de végétation comparable à celui de l'*Orobus tuberosus* aseptique, à cela près que les rameaux secondaires, au lieu de naître de l'aisselle des cotylédons, provenaient de bourgeons situés au niveau du premier nœud foliaire de la tige.

Des plantes du lot infesté ont été récoltées, en vue de l'étude des racines, au bout de temps qui ont varié de quarante à cent trente et un jours après le semis. Passé ce dernier délai,

les Orobes avaient mûri leurs fruits. L'examen de coupes en séries pratiquées dans les racines des plantes soumises à l'expérience montre qu'au début (plante de quarante jours) l'*Orobus coccineus* se laisse largement envahir par le Champignon endophyte, qui se présente dans l'écorce des racines sous le même aspect que chez l'*Orobus tuberosus* : troncs mycéliens intercellulaires à protoplasma réticulé, arbuscules intracellulaires à fines ramifications dichotomiques. Mais, à cette phase d'invasion étendue succède rapidement une réaction phagocytaire brutale de la plante, qui a pour effet de détruire la totalité du Champignon. Chez des échantillons prélevés soixante-dix jours après le semis, la plupart des racines se montrent envahies, mais partout les Champignons ont atteint le stade ultime de la destruction : ils sont réduits à de petits corps de dégénérescence surcolorables, n'occupant plus qu'une portion minime des cellules qui les renferment (Pl. VII, fig. 3). Les troncs mycéliens ne sont généralement plus reconnaissables ; parfois, pourtant, il en subsiste des vestiges, sous forme de filaments rétractés, surcolorables, vidés de leur contenu protoplasmique (Pl. VII, fig. 4).

Chez l'Orobe annuel, l'invasion de l'endophyte n'aboutit donc qu'à la production d'une association instable et fugace, tandis que, chez l'Orobe à tubercules, l'infestation des racines réalisée au début du développement se maintient pendant toute la durée de l'évolution de la plante (1).

Le cas de l'*Orobus coccineus* complète le parallélisme entre l'histoire des Pommes de terre et celle des Orobes. Chez l'*Orobus* annuel, comme chez les Pommes de terre qui ne donnent pas de tubercules, l'endophyte est bien capable de pénétrer dans les racines, mais il y est aussitôt détruit en totalité par une réaction phagocytaire brutale de la plante. Chez l'*Orobus tuberosus*, comme chez les Pommes de terre tubérisées, la réaction phagocytaire n'atteint que les arbuscules ; elle respecte les troncs mycéliens principaux, qui continuent à propager l'infestation, et la symbiose peut s'établir. Une différence est pourtant à noter entre les deux cas : chez les

(1) Les tableaux résumant les examens microscopiques de racines d'*Orobus* sont donnés en appendice.

Pommes de terre douées d'immunité précoce, l'invasion du Champignon qui précède la guérison est toujours extrêmement limitée ; elle est au contraire généralisée chez l'*Orobus coccineus.* L'étude comparée des mécanismes de l'immunité chez les plantes à mycorhizes fera l'objet du chapitre IV ; on y retrouvera, chez des plantes diverses, des exemples équivalents de guérisons radicales succédant à des invasions plus ou moins étendues.

CHAPITRE III

RELATION ENTRE LA SYMBIOSE ET LE MODE DE VÉGÉTATION. — CAS DES MERCURIALES

22. **Dimorphisme et symbiose.** — Les deux plantes vivaces étudiées dans les chapitres précédents (*Solanum tuberosum*, *Orobus tuberosus*) sont capables, comme on l'a vu, d'adopter deux modes de végétations différents, que l'on peut schématiser comme il suit :

Ou bien il se développe une tige feuillée aérienne unique ; les bourgeons situés à la base de cette tige cessent plus ou moins précocement de se différencier et se renflent en tubercules ;

Ou bien les bourgeons de la base de la tige se différencient en rameaux feuillés ; la plante est rameuse dès la base et n'a pas de tubercules.

Il y a coïncidence, tout au moins à l'état de vie sauvage, entre le premier type de végétation et la présence dans les racines de Champignons endophytes ; entre le second type et l'absence (ou la destruction totale) de ces mêmes Champignons.

Des exemples d'un semblable dimorphisme ont été signalés chez les Ophrydées. En règle générale, une Ophrydée développe chaque année une tige aérienne unique : les bourgeons axillaires de la base de cette tige ne se différencient pas, et l'un d'eux au moins se renfle en tubercule. Mais il peut arriver exceptionnellement que l'un des bourgeons basilaires, ou plusieurs d'entre eux, se différencient en rameaux feuillés ; la plante est alors ramifiée dès sa base et ne produit pas de tubercules. J.-H. Fabre [16] a décrit un pied d'*Himantoglossum*

hircinum (= *Loroglossum hircinum*), dont trois bourgeons axillaires s'étaient ainsi développés en rameaux. Noël Bernard [1] a étudié un échantillon d'*Orchis maculata,* qui, en outre de sa tige principale, présentait un rameau de second ordre provenant du développement d'un bourgeon axillaire ; ce dernier, au lieu d'évoluer en tubercule, s'était différencié en tige feuillée aérienne. Or les deux Orchidées ramifiées et non tubérisées dont il s'agit étaient dépourvues de racines absorbantes et, par conséquent, n'étaient pas infestées. Il apparaît donc que, chez les Oprhydées comme chez les deux espèces précédentes, il y a une relation entre la symbiose et le port de la plante.

23. **Les Mercuriales.** — Il existe dans la nature des exemples d'espèces voisines mais distinctes, qui ne diffèrent guère entre elles que par des caractères végétatifs de même ordre. Telles sont les deux Mercuriales communes dans nos contrées : le *Mercurialis perennis* et le *Mercurialis annua.* L'organisation de la fleur, le type de l'inflorescence sont les mêmes chez l'une et l'autre espèce ; les caractères différentiels des deux plantes (différences dans la longueur du pédoncule des fleurs femelles, dans les dimensions des graines, dans la nuance du feuillage) sont des plus minimes. Aussi les flores distinguent-elles les deux espèces essentiellement par leur port : le *Mercurialis perennis* a des rhizomes souterrains épais et une tige florifère *non ramifiée dès la base* ; le *Mercurialis annua* n'a pas de rhizome, et sa tige florifère est *ramifiée dès la base.* La première, avec sa tige feuillée unique et les rhizomes pérennants, homologues de tubercules, qui dérivent de ses bourgeons basilaires, est comparable aux Orobes, aux Pommes de terre et aux Ophrydées tubérisées qui vivent en symbiose avec leurs endophytes spécifiques. La seconde, avec ses bourgeons basilaires différenciés en tiges feuillées aériennes, correspond, par son mode de végétation, aux mêmes plantes soustraites artificiellement à l'action des Champignons (fig. 7).

Il était intéressant de vérifier si, dans le cas des Mercuriales, qui représente en quelque sorte une expérience réalisée

par la nature, on retrouverait la même relation entre le type de végétation et l'infestation.



Fig. 7. — Dimorphisme et symbiose. — A à D, plantes soumises à la symbiose ; A' à D', plantes soustraites à la symbiose. — A, A', *Solanum tuberosum* ; B, B', *Orobus tuberosus* ; C, C', *Orchis maculata* ; D, *Mercurialis perennis* ; D', *Mercurialis annua*. — *t*, tubercules ; *rh*, rhizomes ; *b* (fig. C'), tige principale d'*Orchis maculata* ; *b'*, bourgeon de second ordre développé en rameau. C et C' d'après Noël Bernard.

24. **La symbiose chez le « Mercurialis perennis ».** — A cet effet, des pieds de *Mercurialis perennis* et de *Mercurialis annua* ont été récoltés dans des stations variées et à des

époques diverses, et des coupes en série ont été pratiquées dans les racines des deux espèces. La Mercuriale vivace a des racines de deux sortes : les unes paisses, de 2 millimètres de diamètre environ; les autres fines, abondamment ramifiées. Les grosses racines ne sont pas infestées; les fines le sont au contraire régulièrement et abondamment, par un endophyte de même type que celui des *Solanum*. Les filaments mycéliens principaux de ce Champignon envahissent largement les cellules de l'assise moyenne de l'écorce ; ils y forment des pelotons, ou rampent en ligne droite le long des membranes cellulaires. Ils ne sont pas cloisonnés et ont un protoplasma réticulé, souvent semé de nombreux noyaux. Parmi ces filaments, les uns sont à paroi mince ; les autres sont enkystés dans d'épaisses membranes à double contour (Pl. VIII, fig. 1). Ces derniers se renflent souvent de manière à constituer des vésicules volumineuses, qui arrivent à remplir la cavité des cellules qu'elles occupent. Ces vésicules, de forme généralement irrégulière, bourgeonnantes ou biloculaires, sont, comme les filaments dont elles dérivent, enkystées dans des membranes à double contour et pourvues d'un protoplasma réticulé multinucléé (Pl. VIII, fig. 2). De semblables formations sont communes dans les mycorhizes, et leur signification a été longtemps discutée. Noël Bernard [9] ayant réussi à en isoler de racines de *Solanum dulcamara* et ayant obtenu leur germination en goutte pendante, a démontré par là que ces vésicules étaient des organes multiplicateurs des endophytes.

Les gros troncs mycéliens se ramifient à l'intérieur des cellules pour constituer des arbuscules très touffus, que l'on peut observer chez une même plante aux divers stades de leur évolution. Les uns sont formés de ramuscules parfaitement distincts ; d'autres, plus ou moins altérés, sont d'aspect nuageux, ou sont transformés plus ou moins complètement en sporangioles ou en corps de dégénérescence. Mais, quel que soit l'état de destruction des arbuscules, les hyphes principales, restées bien vivantes et très abondantes, continuent à propager l'infestation (Pl. VIII, fig. 3), tandis que les filaments enkystés et les vésicules assurent la péren-

nance du Champignon. Chez le *Mercurialis perennis*, une symbiose bien établie existe donc entre l'endophyte et la plante.

25. **Immunité du « Mercurialis annua ».** — Il n'en est pas de même chez le *Mercurialis annua*. Ici encore, on retrouve bien, dans les racines, des Champignons, plus ou moins abondants suivant les pieds considérés, mais, contrairement à ce que l'on observe chez le *Mercurialis perennis*, les formes vivantes de l'endophyte, et notamment les gros troncs mycéliens, sont extrêmement rares ; on observe surtout des arbuscules en voie de destruction avancée, complètement transformés en corps de dégénérescence, ou réduits à l'état de vestiges profondément altérés (Pl. VIII, fig. 4). Les filaments enkystés et les vésicules font totalement défaut (1). Au lieu qu'un équilibre compatible avec la symbiose s'établisse, comme chez l'espèce vivace, entre l'endophyte et son hôte, il se produit dans ce cas une destruction brutale et complète du Champignon, succédant à une invasion plus ou moins étendue. Le cas est exactement superposable à celui de l'*Orobus coccineus*, ou à celui de Pommes de terre douées d'immunité précoce, qui, après destruction totale des Champignons envahisseurs, évoluent sans produire de tubercules.

Ainsi on retrouve chez les Mercuriales qui croissent spontanément dans la nature la même relation entre la symbiose et le type de développement, que l'expérience a permis de déceler chez la Pomme de terre, chez l'*Orobus tuberosus* et chez les Ophrydées. Ce fait suggère que des espèces distinctes ont pu, au cours des âges, dériver d'ancêtres communs, dont certaines races se seraient adaptées à la symbiose avec des Champignons endophytes, tandis que d'autres auraient joui d'une immunité complète vis-à-vis des mêmes microorganismes.

(1) Voir en appendice les tableaux résumant les observations microscopiques.

CHAPITRE IV

L'IMMUNITÉ DANS LA SYMBIOSE

26. **Virulence et résistance.** — Les exemples qui précèdent montrent que les rapports entre les endophytes et les plantes qui les hébergent peuvent être de diverses sortes. Les Champignons de mycorhizes sont capables de se développer dans l'organisme de leurs hôtes : cette « végétabilité *in vivo* » est la propriété que l'on désigne chez les microbes sous le nom de « virulence ». D'autre part, les plantes attaquées résistent à l'invasion des Champigons ; les moyens de résistance, plus ou moins efficaces, par lesquels l'organisme s'oppose à la pénétration des envahisseurs ou limite leurs progrès, constituent les réactions d'immunité. C'est du rapport, variable selon les cas, entre la virulence et la résistance, que dépend en définitive le sort de l'association des deux commensaux. Si la résistance est la plus forte, le Champignon est détruit en totalité après une invasion plus ou moins étendue. Si la virulence l'emporte, le Champignon pénètre indistinctement tous les tissus de la plante, sans respecter ses organes essentiels, et finit par la détruire. Si enfin résistance et virulence s'équilibrent, la plante tolère le Champignon, l'association se prolonge indéfiniment et la symbiose s'établit. La symbiose apparaît donc comme un état d'équilibre entre la maladie curable, où la plante guérit après une réaction d'immunité efficace, et la maladie mortelle, où elle succombe sans avoir opposé au microorganisme envahisseur une résistance suffisante.

J'étudierai dans ce chapitre les réactions d'immunité par lesquelles les plantes résistent aux Champignons symbiotiques. Chez les espèces qui font l'objet du présent tra-

vail, ces réactions sont essentiellement celles que Noël Bernard a décrites chez les Orchidées. Des mécanismes équivalents sont mis en œuvre, comme il ressort de travaux récents, dans la symbiose lichénique. Enfin, des processus de résistance comparables se retrouvent chez les animaux, au cours des maladies infectieuses. L'étude de la symbiose permet donc, comme l'avait prévu Noël Bernard, de dégager des lois de pathologie générale communes aux animaux et aux plantes.

27. **Résistance mécanique.** — La résistance des parois cellulaires des racines oppose à la pénétration des Champignons de mycorhizes un premier obstacle, qui réalise une immunité en quelque sorte mécanique. Cette protection mécanique suffit à mettre les racines à l'abri de l'invasion de la plupart des microorganismes qui pullulent dans le sol; mais elle est sans effet durable contre les attaques des endophytes spécifiques.

La phase de pénétration du Champignon est d'ailleurs malaisée à observer ; je n'ai réussi à l'apercevoir que très rarement, bien qu'ayant examiné un très grand nombre de coupes de mycorhizes. Ce fait indique que les Champignons peuvent envahir largement les racines d'une plante, après les avoir pénétrées en un nombre de points relativement restreint.

C'est chez les *Solanum* que les figures de pénétration de l'endophyte ont pu être observées avec le plus de précision. Noël Bernard [9] les a décrites chez la Douce-Amère, et je les ai retrouvées, avec des caractères identiques, chez la Pomme de terre. Chez l'une et l'autre de ces plantes, le Champignon aborde les jeunes racines dans leurs portions déjà accrues et différenciées, au niveau de la zone des poils absorbants. La paroi cellulosique mince de l'assise pilifère est traversée sans difficulté, mais l'assise subéreuse sous-jacente oppose au mycélium une résistance plus sérieuse, que ce dernier parvient à surmonter par un processus très singulier.

Parvenu dans les cellules de l'assise pilifère, le Champignon y forme des dilatations vésiculeuses, qui se découpent par des incisures en digitations orientées vers l'assise subéreuse

Ces digitations se développent en disques adhésifs appliqués contre la paroi cellulaire et émettent des bourgeons qui pénètrent en coin dans la membrane subérifiée, l'invaginent et finalement la digèrent (Pl. VI, fig. 1). Par la brèche ainsi produite, le mycélium s'introduit dans les cellules de l'assise subéreuse ; il les traverse en ligne droite, après avoir repris son calibre normal, et atteint l'assise corticale sous-jacente.

28. **La phagocytose.** — La résistance passive opposée par les membranes cellulaires étant ainsi surmontée, la plante commence à réagir activement à la présence du Champignon. Le cas où cette réaction s'exerce avec le maximum d'efficacité est représenté par les Pommes de terre sans tubercules, qui détruisent complètement les Champignons dès leurs premières tentatives d'invasion.

Dans ce cas, le mycélium, parvenu dans l'assise moyenne de l'écorce, commence, comme à l'ordinaire, à s'y pelotonner. Mais les pelotons, à peine constitués, sont digérés par les cellules qui les renferment et dégénèrent complètement. Les troncs mycéliens qui les forment, après avoir subi la digestion intracellulaire, restent reconnaissables par leur forme générale, mais ont perdu tous les traits de structure qui caractérisent le mycélium vivant : leur contenu protoplasmique a disparu ; leurs membranes sont rétractées et surcolorables (Pl. VI, fig, 6). Grâce à la réaction énergique des éléments envahis, la progression du Champignon est rapidement enrayée ; à peine les filaments ont-ils pénétré quelques cellules qu'ils sont mis hors d'état de se propager plus loin ; aussi ne peuvent-ils donner lieu qu'à des infestations insignifiantes et fugaces.

Le processus de digestion intracellulaire auquel succombent en pareil cas les Champignons est à rapprocher de la phagocytose, qui, chez les animaux, détruit les microbes qui tentent de pulluler dans l'organisme. Assurément, on ne peut s'attendre à observer chez les végétaux, formés de cellules fixes et rigides, la capture des microorganismes par des éléments mobiles, qui, chez les animaux, représente le premier acte de la phagocytose. Mais l'essentiel du phénomène, qui est

la digestion des parasites par les cellules où ils ont pénétré, se retrouve ici avec assez de netteté pour rendre le rapprochement légitime. Ce rapprochement avait été fait par M. GALLAUD [17], qui a étudié la digestion intracellulaire chez un grand nombre de plantes à mycorhizes. Il a été précisé par Noël BERNARD [5, 6], dont les travaux sur les Orchidées fournissent des exemples de « guérison » par phagocytose, succédant à des atteintes légères, exactement équivalents à ce que l'on observe chez le *Solanum tuberosum.*

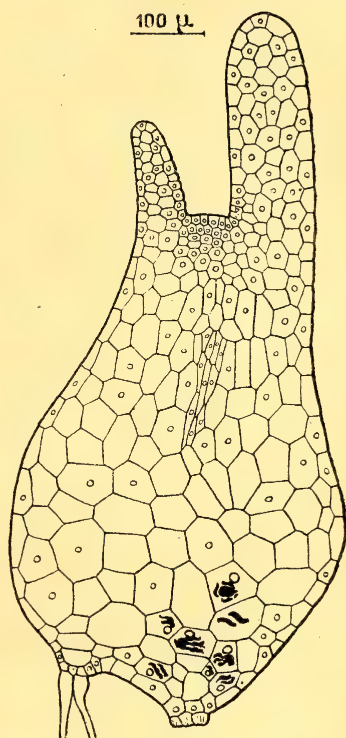


Fig. 8. — Coupe longitudinale dans une plantule de *Bletilla hyacinthina* âgée d'un mois, inoculée avec un mycélium atténué de *Rhizoctonia repens*; dans quelques cellules de la région inférieure, on voit du mycélium digéré à côté du noyau. D'après Noël BERNARD.

Lorsqu'on inocule, en effet, des semis de *Bletilla hyacinthina* ou de Cattleyées avec l'endophyte habituel de ces plantes (*Rhizoctonia repens*), dont l'activité a été atténuée par un séjour suffisamment prolongé en culture pure (1), le mycélium pénètre bien quelques cellules des embryons, mais il y est rapidement détruit par phagocytose et ne produit ainsi qu'une infestation très restreinte. Dans les coupes de tels embryons, au lieu de voir, comme dans la symbiose normale, une zone infestée vaste et formée de pelotons vivants, on aperçoit seulement un petit nombre de cellules

(1) On sait que l'activité des Rhizoctones, autrement dit leur pouvoir de faire germer les graines, s'atténue quand ces Champignons sont conservés depuis un certain temps en culture pure; l'activité perdue peut, d'autre part, être récupérée par passages successifs chez des embryons d'Orchidées. Ces faits, découverts par Noël BERNARD [5], sont à mettre en parallèle avec les phénomènes d'atténuation et d'exaltation de virulence observés chez les Bactéries par PASTEUR, CHAMBERLAND et ROUX [36]. Un tel rapprochement complète l'analogie entre la symbiose et les infections animales.

occupées par des pelotons complètement digérés, accolés aux noyaux cellulaires (fig. 8). Le groupe des *Solanum*, en dehors du cas des Pommes de terre sans tubercules, fournit un autre exemple d'une immunité de même ordre : tandis que les *Solanum* vivaces vivent communément en symbiose avec des Champignons de mycorhizes, le *Solanum nigrum*, comme il est de règle chez les plantes annuelles, résiste à ces mêmes Champignons ; chez des pieds de *Solanum nigrum* récoltés dans des stations naturelles variées, je n'ai pu trouver, après un examen minutieux, que des plages infestées rares et restreintes, formées de Champignons dégénérés.

Tous ces cas, où, grâce à une phagocytose précoce, les plantes s'affranchissent des Champignons dès leurs premières tentatives d'invasion, sont à mettre en parallèle avec les cas d'immunité observés chez les animaux, qui guérissent de maladies accidentelles bénignes après destruction des microbes par les phagocytes.

Lors même que la plante se laisse d'abord largement envahir par le Champignon, la phagocytose peut encore s'exercer de manière efficace. L'*Orobus coccineus* fournit un exemple de ce nouveau mode d'immunité cellulaire, secondaire à une infestation étendue.

Les échantillons de cette espèce, mis en contact avec l'endophyte de l'*Orobus tuberosus*, sont précocement envahis par le Champignon, qui prend dans l'écorce des racines un développement exubérant et forme de nombreux arbuscules intracellulaires. Il semble donc qu'une symbiose bien caractérisée va s'établir, quand, brusquement, il se produit une réaction phagocytaire brutale ; tous les arbuscules sont digérés et réduits à l'état de corps de dégénérescence rétractés ; les troncs mycéliens principaux eux-mêmes disparaissent, ou ne subsistent qu'à l'état de rares vestiges complètement dégénérés (Pl. VII, fig. 3 et 4). L'infestation est dès lors définitivement enrayée, et la plante achève son développement à l'état de vie autonome. Les choses se passent de même chez le *Mercurialis annua* ; ici encore, la croissance intracellulaire de l'endophyte est au début rapide, et les arbuscules caractéristiques de la symbiose se développent en

grand nombre, mais une phagocytose énergique ne tarde pas à intervenir, qui réduit à l'état de vestiges méconnaissables tous les pelotons et arbuscules formés (Pl. VIII, fig. 4).

Ce type d'immunité a encore son équivalent dans les expériences de Noël Bernard sur les Orchidées [5]. Si l'on tente d'associer des embryons de Cattléyées avec le *Rhizoctonia mucoroides*, endophyte des *Phalænopsis* et des *Vanda*, on constate au début une progression anormalement rapide de l'endophyte, qui occupe dans la plantule une zone étendue. Mais, après cette invasion trop rapide, il se produit une réaction phagocytaire qui détruit tous les pelotons ; les plantules ne renferment dès lors plus de mycélium vivant, et elles poursuivent quelque temps leur développement à l'état autonome.

Dans ces divers cas d'associations anormales, les choses se passent au début comme si la vie commune devait se prolonger. Mais, par la suite, les conditions d'équilibre compatibles avec la symbiose ne parviennent pas à s'établir ; quelle que soit l'importance que prend primitivement le développement de l'endophyte, la plante réussit à s'en affranchir par la seule action de la phagocytose.

29. **Insuffisance de la phagocytose.** — Il n'en est pas de même dans les cas de symbiose proprement dite ; ici encore, la phagocytose s'exerce, mais elle ne suffit plus à enrayer l'infestation, et c'est par d'autres processus d'immunité que la plante limite en définitive l'extension du Champignon. C'est ce qui arrive chez la Pomme de terre, lorsque cette plante tolère la vie commune prolongée avec ses hôtes.

Dans ce cas, le mycélium, au lieu d'être précocement détruit par phagocytose, continue à progresser, en se pelotonnant, dans les cellules de l'assise moyenne de l'écorce (Pl. VI, fig. 2), où il forme des plages infestées étendues, entourant comme d'un manchon les parties plus profondes de la racine. Des arbuscules complexes se constituent ensuite dans chaque cellule, par divisions dichotomiques répétées des rameaux secondaires du mycélium (Pl. VI, fig. 3). Ce n'est que tardivement, et après que les arbuscules ont atteint

leur complet développement, que la phagocytose commence à intervenir. Elle s'attaque d'abord aux extrémités des fins rameaux dichotomes, qui, subissant la digestion intracellulaire, se rétractent, s'agglutinent et finalement se transforment en sporangioles, petites masses multilobées, réfringentes et surcolorables, appendues aux rameaux des arbuscules (Pl. VI, fig. 4). La phagocytose poursuivant son œuvre, les sporangioles augmentent de volume, deviennent confluents et arrivent à former des corps de dégénérescence volumineux, mamelonnés, qui occupent toute la cavité des cellules. Mais, dans le cas même où la digestion des arbuscules atteint cette phase ultime, les troncs mycéliens principaux ne sont pas détruits ; ils restent bien vivants, et l'on distingue, aussi nettement qu'aux premiers stades de l'infestation, leur protoplasma réticulé et même leurs noyaux (Pl. VI, fig. 5, *n'*). Or la progression du Champignon s'effectue non par les arbuscules, dont les fines ramifications sont incapables de traverser les cloisons cellulosiques, mais par les gros troncs mycéliens. La phagocytose respectant ici les organes qui servent à la propagation du Champignon, on conçoit qu'elle soit impuissante à enrayer sa marche; à partir de cellules où les arbuscules sont totalement dégénérés, on peut voir les filaments principaux restés intacts, propager l'infestation dans les cellules voisines (Pl. VI, fig. 5).

C'est encore la résistance des troncs mycéliens à la phagocytose qui permet à la symbiose de s'établir chez l'*Orobus tuberosus* et le *Mercurialis perennis*. Chez l'*Orobus tuberosus*, les gros filaments, au lieu de pénétrer d'emblée dans les cellules et de s'y pelotonner, commencent par cheminer en droite ligne dans les méats intercellulaires ; ils émettent de là des ramifications à angle droit, qui envahissent les cellules corticales et y forment des pelotons et des arbuscules (Pl. VII, fig. 1). C'est alors seulement que la phagocytose entre en scène; comme dans le cas précédent, elle se limite électivement aux arbuscules, et, grâce aux hyphes principales restées intactes, l'infection continue à s'étendre. Mais ici, en outre du mycélium à paroi mince par lequel l'endophyte se propage, il se différencie des filaments enkystés, plus résistants

encore, qui assurent la pérennance du Champignon (Pl. VII, fig. 2).

Chez le *Mercurialis perennis*, les troncs mycéliens principaux forment, comme chez le *Solanum tuberosum*, des pelotons intracellulaires peu serrés ; ils résistent à la phagocytose et se différencient, comme chez l'*Orobus tuberosus*, en filaments à membrane mince, qui assurent l'extension de l'endophyte, et en organes de pérennance enkystés (Pl. VIII; fig. 1 à 3).

Dans ces trois cas, si une association stable parvient à se réaliser, c'est grâce à l'insuffisance de la phagocytose, qui, s'exerçant de façon tardive et partielle, ne s'attaque pas aux organes qui permettent au Champignon de progresser dans les racines. Chez les Orchidées, l'établissement de la symbiose est de même lié à une réaction phagocytaire tardive et lente, qui laisse au mycélium le temps de poursuivre ses progrès. Si l'on inocule des semis de *Phalænopsis* avec le *Rhizoctonia murcoroides* [5, 6], le Champignon pénètre les embryons, qui commencent dès lors à se développer ; il se forme au pôle postérieur de la plantule une plage infestée où les pelotons ne subissent aucune dégénérescence. La fonction phagocytaire est ici dévolue à des cellules spécialisées, reconnaissables à leur noyau multilobé, qui se différencient en arrière du méristème terminal. Dès que le Champignon atteint cette zone de phagocytes, il subit la digestion intracellulaire, mais cette digestion n'est pas assez rapide pour protéger la partie antérieure de l'embryon ; quelques filaments, échappés à la destruction, pénètrent les cellules situées plus avant et poursuivent leur progression jusqu'au moment où une nouvelle barrière de phagocytes ralentit à nouveau leur marche, sans parvenir à l'enrayer (1).

30. **L'immunité humorale.** — De la comparaison des divers cas qui viennent d'être rapportés, il résulte que la

(1) Il n'en va pas de même lorsque, dans cette expérience, on substitue au *Rhizoctonia mucoroides* le *Rhizoctonia lanuginosa*, endophyte des *Odontoglossum*, incapable de s'adapter à la symbiose avec le *Phalænopsis*. Ce Champignon, comme le précédent, forme au pôle postérieur de l'embryon une plage infestée où les pelotons restent vivants, mais, dès qu'il envahit les phagocytes situés en avant de cette zone, il y est rapidement digéré, et sa progression est enrayée définitivement [5, 6].

phagocytose, lorsqu'elle s'exerce de façon suffisamment rapide et énergique, suffit à protéger les plantes contre l'invasion des Champignons. Mais, si elle s'exerce de façon tardive, partielle et lente, si elle respecte les organes qui servent à la progression de l'endophyte, elle est impuissante à enrayer sa marche, et une association stable peut s'établir. Pourtant, dans ce cas même, le Champignon reste strictement localisé dans des tissus bien déterminés des plantes : les méristèmes, en particulier, ne sont jamais atteints ; le cylindre central des racines, les tubercules, les tiges aériennes et (sauf exception) les tiges souterraines restent toujours indemnes d'infestation. Il persiste donc, dans la symbiose la mieux établie, un certain degré d'immunité, qui a pour effet d'imposer des limites à l'extension du Champignon et de protéger les tissus essentiels de la plante. La phagocytose n'étant plus en pareil cas un moyen de protection efficace, il faut chercher une autre cause à cette immunité.

Noël Bernard [5, 6] l'attribue aux modes de végétation très particuliers que les Champignons symbiotiques adoptent dans la vie commune et qui ont pour effet de ralentir leur marche. Le pelotonnement empêche le mycélium de progresser par le plus court chemin et le contraint de rester longtemps localisé dans chacune des cellules qu'il envahit. La formation des arbuscules retarde plus sûrement encore la progression de l'endophyte, puisque les rameaux grêles qui les constituent sont incapables de franchir les cloisons cellulosiques et de passer dans les cellules voisines de celles qu'ils occupent. Ralentis par ce mécanisme, les progrès de l'infestation se règlent, en quelque sorte, sur le développement de la plante et ne peuvent s'étendre au delà de certaines limites ; la protection de la majeure partie des tissus de l'hôte se trouve de la sorte assurée.

Or les pelotons et les arbuscules, formations constantes dans les mycorhizes, ne se rencontrent qu'exceptionnellement chez les Champignons qui mènent une existence autonome. Il est vraisemblable qu'il s'agit là de modes de végétation anormaux, résultant d'une adaptation étroite à la vie parasitaire, liés par conséquent à la nature physico-chimique

de la sève intracellulaire des plantes, autrement dit à une propriété humorale. L'immunité dans la symbiose serait dès lors comparable à l'immunité acquise des animaux vaccinés ; on sait, en effet, que, dans le mécanisme de cette immunité, les propriétés défensives des humeurs entrent en ligne de compte et acquièrent une importance prépondérante. En fait, les microbes, dans les humeurs des animaux vaccinés contre eux, adoptent des modes de végétation anormaux, qui ont pour effet d'entraver leur développement. Telle est, par exemple, l'agglutination des Bactéries, qui se présente dans l'immunité acquise comme un épisode à peu près constant, et que l'on peut rapprocher du pelotonnement intracellulaire des Champignons symbiotiques.

31. **Infections mortelles.** — Il est d'ailleurs des cas où les plantes, au lieu de détruire leurs hôtes par phagocytose, ou de les tolérer en mettant en œuvre des réactions d'immunité humorale, ne leur opposent aucune résistance et, se laissant envahir en totalité, succombent à une maladie infectieuse rapidement mortelle. C'est ce qui arrive notamment lorsqu'on inocule des semis de *Phalænopsis* avec le *Rhizoctonia repens* [5] : les embryons de *Phalænopsis* exposés à l'action de ce Champignon sont envahis tardivement par le mycélium, qui forme des pelotons dans les premières cellules qu'il pénètre. Mais il ne se produit qu'une phagocytose insignifiante et, au bout d'un certain temps, les pelotons eux-mêmes cessent de se former ; dès lors, le Champignon progresse en droite ligne et en tous sens à travers les cellules et envahit le corps entier de l'embryon, qui ne tarde pas à succomber à cette infection généralisée. De même, les embryons de Cattléyées qui ont enrayé par phagocytose une première invasion du *Rhizoctonia mucoroides* se laissent secondairement envahir en totalité par ce même Champignon, qui traverse les cellules en droite ligne, sans rencontrer aucune résistance. Le fait que, dans ces infections mortelles, les pelotons ne se forment pas montre bien que le pelotonnement du mycélium, lorsqu'il se produit, est lié à une réaction défensive des humeurs de la plante.

J'ai observé un cas analogue chez un *Solanum nigrum* qui s'était développé accidentellement dans une culture de *Solanum tuberosum* en sol infesté. Les racines de cette plante étaient assez largement envahies par un Champignon, qui pénétrait indistinctement tous les éléments de la racine, sans en excepter les vaisseaux libériens et ligneux. Le mycélium cheminait en ligne droite à travers les cellules, sans y former ni pelotons, ni arbuscules, ni sporangioles. Ici encore, l'absence de réaction phagocytaire et d'immunité humorale permettait au Champignon de franchir les limites qui, dans la symbiose, sont imposées aux endophytes. Au moment où la plante a été prélevée, elle n'accusait encore aucun symptôme de souffrance, mais il est vraisemblable qu'elle n'eût pas survécu longtemps à l'oblitération de ses vaisseaux (1).

32. **Fonction fungicide des tubercules.** — La réalité de l'immunité humorale, que des faits de cet ordre laissaient prévoir, a pu être mise directement en évidence par l'expérience suivante, due à Noël Bernard [8] : on place au fond d'un tube contenant une certaine quantité de gélose nutritive un fragment découpé aseptiquement dans le tubercule d'un *Orchis* ou d'un *Loroglossum*. Le fragment de tubercule ainsi disposé laisse diffuser dans la gélose les produits solubles qu'il renferme. Le *Rhizoctonia repens*, endophyte des Ophrydées, est semé sur la gélose à quelque distance ; il commence à s'accroître comme à l'ordinaire, mais bientôt sa croissance s'arrête et, avant qu'ils aient atteint le fragment de tubercule, les filaments du Champignon dépérissent à mesure que les substances diffusées se répandent dans la culture ; en quelques semaines, le Champignon est définitivement tué. Cette action nocive des tubercules d'Ophrydées est spécifique : elle s'exerce bien sur le commensal des Ophrydées, mais non sur le *Rhizoctonia mucoroides*, commensal des

(1) Ce cas, en s'opposant à ceux où le *Solanum nigrum* met en œuvre une phagocytose énergique, achève de faire ressortir l'instabilité de l'association entre cette plante annuelle et les endophytes. L'association instable des Cattléyées et du *Rhizoctonia mucoroides* offre, comme on vient de le voir, de semblables alternatives entre une phagocytose efficace et l'absence totale de réactions d'immunité.

Phalænopsis et des *Vanda* ; d'autre part, elle disparaît chez les tubercules chauffés à 55°. Il y a donc bien là un phénomène de tout point comparable à la formation des anticorps qui se développent chez les animaux immunisés et qui sont de même, comme l'on sait, spécifiques et peu résistants à la chaleur. L'existence d'un anticorps fungicide localisé dans les tubercules explique, par ailleurs, que ces organes restent constamment indemnes de Champignons.

Chez les plantes à tubercules étudiées dans ce travail, la difficulté de la culture des endophytes a été un obstacle à la réalisation d'expériences du même type. Mais, si l'on remarque que, chez la Pomme de terre et l'Orobe aussi bien que chez les Orchidées, la tubérisation est liée à la symbiose, on est conduit à supposer qu'ici encore les tubercules représentent des organes de défense, capables d'assurer la protection des plantes contre leurs envahisseurs.

33. **Réactions de défense dans la symbiose lichénique.** — Les expériences de Noël Bernard sur les Orchidées amènent à considérer la symbiose comme le cas limite vers lequel tend l'association de deux organismes antagonistes lorsque leurs forces s'équilibrent. Les faits qui viennent d'être décrits chez les *Solanum*, les *Orobus* et les *Mercurialis* conduisent à la même conception, pour ces plantes appartenant à des familles très diverses de Dicotylédones. Enfin des observations récentes de M. F. Moreau [35] montrent que cette manière de voir est applicable au groupe des Lichens, chez lequel pourtant la symbiose offre, *a priori*, toutes les apparences de la plus parfaite harmonie.

Chez le *Ricasolia herbacea*, Lichen de la famille des Stictacées, quand des Cyanophycées viennent au contact de la face inférieure du Lichen, il arrive que les cellules du Champignon se développent autour d'elles, formant avec les Algues des tubercules, connus sous le nom de céphalodies, qui font saillie à la face inférieure du thalle. Dans d'autres cas, les Cyanophycées sont entraînées par les hyphes dans la profondeur du Lichen, et la céphalodie qui se développe, au lieu de faire saillie à la surface, est profondément immergée

dans le thalle. Qu'il s'agisse de céphalodies externes ou internes, il est fréquent que l'Algue ne soit pas tolérée par le Champignon ; une lutte s'engage entre les deux composants du complexe, et elle se termine souvent par la dégénérescence et la mort de l'Algue. « La symbiose limitée, éphémère et facultative que l'on observe dans les céphalodies, s'oppose, selon les termes mêmes de M. F. Moreau, à la symbiose étendue, durable et apparemment nécessaire offerte par le thalle ordinaire. » Elle est à mettre en parallèle avec l'association instable dont la Pomme de terre, l'*Orobus coccineus*, le *Mercurialis annua* nous offrent des exemples, et qui, de même, s'opposent à la symbiose durable observée chez l'*Orobus tuberosus*, chez le *Mercurialis perennis* et, dans certains cas, chez la Pomme de terre. D'ailleurs, d'après le même auteur, dans la symbiose lichénique normale, on trouve, limités à des plages restreintes, les phénomènes de mort et de dégénérescence des Algues offerts par les céphalodies immergées, de même que, chez les plantes à mycorhizes, on observe, dans les cas de symbiose les mieux caractérisés, une destruction partielle du Champignon par phagocytose.

34. **Généralité des lois de l'immunité.** — En résumé, les Champignons symbiotiques rencontrent, lorsqu'ils tentent d'envahir leurs hôtes, des obstacles de trois sortes. Ils sont en premier lieu arrêtés par la résistance mécanique de la paroi cellulaire des organes qu'ils attaquent. Ce premier obstacle franchi, ils sont détruits plus ou moins précocement par phagocytose. Enfin, dans les cas où l'adaptation réciproque des deux organismes à la vie commune permet l'établissement de la symbiose, leurs progrès sont limités par l'intervention de propriétés humorales agglutinatives et fungicides.

Ce sont essentiellement les mêmes moyens de défense qui sont mis en œuvre dans la lutte des animaux contre les microorganismes. Le tégument externe et la muqueuse intestinale représentent une barrière infranchissable pour la plupart des microbes qui pullulent à la surface du corps ou dans le tube digestif des animaux. Si, en dépit de cet obstacle mécanique, des microbes parviennent à s'introduire dans l'écono-

mie, ils sont, le plus souvent, détruits par une réaction phagocytaire précoce et rapide. S'il s'agit de microbes mieux adaptés, ou, en d'autres termes, plus virulents, la guérison par phagocytose peut être précédée d'une pullulation plus ou moins importante des germes infectieux dans l'organisme. Si la virulence, plus grande encore, l'emporte sur la résistance, la phagocytose est impuissante à enrayer la marche de l'infection, et l'animal succombe à l'invasion généralisée de ses tissus.

Mais si, au moyen de la vaccination, on accoutume l'animal à tolérer des microbes de plus en plus virulents, on voit apparaître des processus nouveaux d'immunité, plus efficaces que la phagocytose. Les humeurs acquièrent en pareil cas des propriétés défensives, qui se répartissent en deux grands groupes : propriétés agglutinatives ou précipitantes d'une part et, d'autre part, propriétés bactéricides. Grâce à la mise en œuvre de ces moyens de défense, la marche de l'infection peut être enrayée efficacement.

Le parallélisme est donc frappant et se poursuit jusque dans les détails, entre l'immunité des plantes adaptées à la symbiose et l'immunité des animaux acquise par vaccination. Il n'y a rien là qui puisse surprendre si l'on observe, avec Noël Bernard [8], que l'immunité qui s'exerce dans la symbiose est la forme la plus parfaite d'immunité acquise que l'on puisse imaginer, puisque l'adaptation de la plante à son commensal a été réalisée par des périodes géologiques de vie commune.

L'étude de la symbiose montre que les lois de la pathologie générale, telles qu'elles ont été déduites de longues recherches sur les infections animales, permettent de coordonner, chez les plantes aussi bien que chez les animaux, les phénomènes d'adaptation des microorganismes aux hôtes capables de les héberger. Elle permet, en les étendant au règne végétal, de donner toute leur ampleur aux théories de l'immunité.

CHAPITRE V

MÉCANISME PHYSIQUE DE LA TUBÉRISATION

La relation entre la symbiose et la tubérisation étant établie pour des plantes appartenant aux groupes les plus variés, il reste à expliquer par quel mécanisme les Champignons symbiotiques peuvent modifier le mode de croissance des tissus de leurs hôtes au point de provoquer la formation de tubercules.

35. **Action à distance des Champignons.** — Il convient de remarquer d'abord que l'action des Champignons s'exerce à distance des cellules qu'ils envahissent. Les endophytes, comme on l'a vu, ne pénètrent jamais que des cellules accrues et différenciées ; on ne saurait s'attendre à voir des tubercules se former aux dépens de telles cellules, incapables de multiplication et de croissance. La tubérisation ne peut évidemment se produire qu'au contact des zones méristématiques, où les cellules, restées embryonnaires, gardent le pouvoir de se diviser. Or les méristèmes ne sont jamais atteints par les Champignons symbiotiques et sont souvent situés à de grandes distances des régions infestées. Il faut donc admettre que les endophytes localisés en certaines régions des plantes interviennent en provoquant une modification générale de l'équilibre physico-chimique de la sève, capable de retentir sur les cellules méristématiques et d'entraîner des anomalies de croissance. Des exemples de semblables actions à distance sont d'ailleurs communs dans les infections animales : il est fréquent que des Bactéries, localisées dans une région limitée de l'organisme d'un animal, sécrètent des toxines qui diffusent dans les humeurs et agissent électivement sur des

tissus souvent fort éloignés de la zone envahie, sur les centres nerveux par exemple.

36. **Mode de formation des tubercules.** — Ceci posé, quelles sont essentiellement les anomalies de croissance des méristèmes qui ont pour conséquence la formation de tubercules ?

Lorsque le fonctionnement d'un méristème aboutit au développement d'un organe de structure normale, d'une tige feuillée, par exemple, les cellules qui proviennent de la division des initiales s'accroissent en longueur sans s'épaissir notablement. Il se constitue ainsi, immédiatement en arrière du bourgeon terminal, une zone d'élongation, où la croissance se fait dans le sens longitudinal. Ce mode de croissance des cellules a pour conséquence la production d'une tige grêle, à entre-nœuds allongés. Il n'en est pas de même lorsqu'un tubercule se forme aux dépens du bourgeon. En pareil cas, les cellules issues des cloisonnements du méristème restent relativement courtes, mais s'accroissent notablement dans le sens transversal, si bien que, tout en augmentant leur volume, elles restent isodiamétriques, comme les cellules embryonnaires d'où elles dérivent. L'ensemble de ces cellules accrues en épaisseur constitue non un organe grêle, comme dans le cas précédent, mais un tubercule épais dont les entre-nœuds, s'il s'agit d'une tige, restent courts. La forme de la plante résulte donc, en dernière analyse, du mode de croissance de ses cellules ; la tubérisation se produit lorsque la croissance par épaississement se substitue à la croissance normale par élongation.

Le problème se réduit, par conséquent, à rechercher les modifications physico-chimiques du suc cellulaire capables d'entraîner la croissance transversale des cellules, et à examiner si des modifications de cet ordre peuvent être engendrées par les Champignons symbiotiques.

37. **Croissance transversale chez les Thallophytes.** — Le mécanisme de la croissance par épaississement se présente avec le maximum de simplicité et, en quelque sorte, sous sa forme élémentaire chez les organismes unicellulaires, ou

tout au moins chez les Thallophytes inférieurs, formés de cellules peu différenciées. C'est le cas des Algues filamenteuses telles que les *Stigeoclonium*, généralement constituées par des files de cellules allongées, mais qui peuvent, dans certaines circonstances, former des masses palmelloïdes épaissies, à cellules isodiamétriques. M. Livingston [20] a étudié le déterminisme de la croissance palmelloïde de ces Algues ; cultivant des *Stigeoclonium* dans des solutions de même composition chimique, mais de concentration variable, il a constaté que le passage de la forme filamenteuse à la forme massive pouvait être obtenu par un simple accroissement de la concentration. Le phénomène est d'ailleurs réversible, et l'on peut inversement passer de la forme palmelloïde à la forme filamenteuse, en diminuant la concentration. Dans une autre série d'expériences, M. Livingston [21, 22] a fait varier, en outre, la composition chimique du liquide nutritif ; il a observé que la concentration critique pour laquelle le passage d'une forme à l'autre est réalisé différait suivant la nature chimique des substances dissoutes.

J'ai observé une action de même sens de la concentration sur le mode de croissance des cellules chez une Bactérie (*Bacillus Diphteriæ*). Le Bacille diphtérique, cultivé sur les milieux nutritifs usuels, se développe sous forme de bâtonnets grêles. Immergé dans les mêmes milieux additionnés d'une certaine proportion de glucose, il donne naissance à des cellules fortement renflées en fuseau, ayant l'aspect de Radis microscopiques.

38. **Influence de la concentration.** — Chez les plantes supérieures, de très nombreuses expériences montrent que la croissance transversale des cellules et la tubérisation qui en découle peuvent dépendre de même de la concentration des substances dissoutes dans le suc cellulaire. M. E. Laurent [19] a montré que l'on peut obtenir des tubercules sur des tiges aériennes de Pomme de terre coupées et plongées dans une solution de saccharose suffisamment concentrée. Noël Bernard [2, 3] a repris ces expériences et en a précisé l'interprétation : des tiges de Pommes de terre coupées sont

plongées dans des solutions de glucose, de saccharose, de glycérine ou de chlorure de potassium diversement concentrées. Les bourgeons axillaires de ces boutures se développent soit en tubercules, soit en rameaux feuillés, suivant la concentration de la solution. Au-dessus d'une concentration moléculaire, ou plutôt d'une pression osmotique critique, toujours la même, quelle que soit la substance dissoute, il se forme des tubercules, tandis que, pour les concentrations plus faibles, il se développe régulièrement des rameaux. Des solutions très différentes au point de vue chimique donnent donc des résultats comparables, pourvu qu'elles soient isotoniques. Cette expérience montre que la tubérisation dépend moins de la nature chimique des substances dissoutes et de leur valeur nutritive que des propriétés physiques que les solutions tiennent de leur concentration moléculaire.

Dans une série d'expériences fort suggestives, portant sur des espèces variées, M. Molliard [29, 33] a montré que l'on pouvait provoquer la tubérisation en l'absence de tout microorganisme, en élevant, par un artifice convenable, la teneur en sucres de la sève des plantes. Des graines de Radis, semées aseptiquement sur des solutions salines glucosées, développent des racines grêles. Semées sur les mêmes solutions additionnées d'une certaine proportion de glucose ou de saccharose, elles donnent des plantules à racine principale tubérisée. Des expériences comparables, à quelques variantes près, ont été réalisées pour des plantes diverses, telles que l'Oignon, la Carotte, le Dahlia (1).

Par contre, à partir de graines de Pomme de terre semées dans les mêmes conditions, le même auteur [31] a constamment obtenu des plantules dépourvues de tubercules, que le milieu nutritif minéral fût ou non additionné de 5 à 10

(1) La Carotte et le Dahlia, à la différence du Radis et de l'Oignon, se sont montrés incapables d'utiliser les sucres de la solution nutritive. C'est en faisant circuler dans les tubes de culture de l'air chargé de gaz carbonique, de manière à assurer une assimilation chlorophyllienne intense, que M. Molliard a pu obtenir la tubérisation aseptique de ces deux espèces. Chez l'Oignon, dans des conditions d'éclairement convenables, la tubérisation aseptique a pu être obtenue sur des milieux très dilués (eau de source stérilisée). Les substances dissoutes nécessaires à la tubérisation sont dans ces cas fournies par la photosynthèse.

p. 100 de glucose. Attribuant dans ce cas l'absence de tubérisation à une utilisation insuffisante des sucres de la solution, il a augmenté l'absorption du glucose par les racines en supprimant les échanges gazeux des tubes de culture avec l'air extérieur. Dans des tubes où, à cet effet, le bouchon d'ouate avait été remplacé par un bouchon de caoutchouc, les graines ont donné des plantules formées d'une tige épaisse et courte, à entre-nœuds raccourcis, à feuilles réduites à des écailles atrophiées, présentant en un mot les traits essentiels de la tubérisation ; les cellules parenchymateuses de ces plantules anormales renfermaient d'ailleurs de nombreux grains d'amidon, qui font défaut dans les tiges ordinaires de Pomme de terre.

39. **Tubérisation aseptique des Orchidées.** — D'après ces expériences, le passage de la croissance par élongation à la croissance par épaississement paraît dépendre, dans la plupart des cas, d'une élévation de la pression osmotique du liquide qui baigne les cellules. Chez les Orchidées même, où le rôle du Champignon dans la germination des graines et la tubérisation des embryons a été vérifié de la façon la plus décisive, Noël Bernard a montré, par une série de belles expériences, que l'action du parasite pouvait se ramener à un mécanisme physico-chimique de même type. Les recherches de cet ordre ont porté sur le *Bletilla hyacinthina* et sur les Cattléyées [5]. La première de ces Orchidées représente l'un des types les plus primitifs de la famille ; on sait qu'elle peut germer avec ou sans le concours de Champignons. Semées sans Champignons sur des milieux nutritifs dilués, où l'abaissement du point de congélation Δ est de 0°,01, elles se développent lentement en plantules grêles, à entre-nœuds allongés. Associées, sur les mêmes milieux, à des Champignons d'activité croissante, elles ont un développement plus rapide et produisent un tubercule embryonnaire d'autant plus précoce et d'autant plus volumineux que le mycélium employé est plus virulent. Si, d'autre part, on augmente la concentration, sans faire intervenir les Champignons, on constate que, pour des concentrations encore relativement

faibles ($\Delta = 0^o,02$), la croissance devient plus rapide, mais se fait encore par élongation, tandis que, pour des concentrations fortes ($\Delta = 0^o,04$ et mieux encore $\Delta = 0^o,06$), le mode de croissance change : la plupart des plantules présentent un tubercule embryonnaire et des entre-nœuds courts. Si l'on compare les plantules obtenues sans Champignons à des concentrations de plus en plus élevées, à celles qui se sont développées à une même concentration avec des Champignons de plus en plus actifs, on constate un parallélisme étroit entre les deux séries de cultures. *L'accroissement de concentration des solutions*, conclut Noël BERNARD, *pour les plantules élevées sans Champignons, entraîne les mêmes résultats que l'accroissement d'activité des Champignons pour les plantules soumises à la symbiose.*

Les expériences sur les Cattléyées ont donné des résultats de même ordre. Semées sans Champignons sur des milieux dilués, les graines de Cattléyées ne germent pas. Sur des milieux plus concentrés, elles sont au contraire capables de germination autonome et se développent en donnant des plantules tubérisées conformes au type habituel. Adaptées enfin à vivre sans Champignons sur des milieux très fortement concentrés, elles développent des tubercules embryonnaires volumineux et présentant des anomalies comparables à celles que Noël BERNARD a obtenues dans certains cas d'associations anormales.

40. **Mécanisme de l'action des Champignons.** — Ces résultats amènent logiquement à conclure que les Champignons agissent sur la croissance en produisant dans les cellules de leurs hôtes, grâce aux diastases qu'ils sécrètent, des dislocations moléculaires qui ont pour effet d'élever la concentration de la sève. Cette augmentation de la concentration ne se limitant évidemment pas aux régions envahies par les parasites, on conçoit que ses effets puissent se faire sentir à distance.

Noël BERNARD a vérifié cette vue théorique en constatant que les Rhizoctones d'Orchidées sont capables d'augmenter la concentration des solutions où on les cultive. Des tubes

de culture contenant une décoction de salep additionnée de saccharose sont stérilisés, puis placés à l'étuve à 27°, les uns sans Champignons, les autres après ensemencement de divers Rhizoctones. Après vingt-cinq jours, tandis que l'abaissement du point de congélation était de 0°,38 dans les solutions stériles, il atteignait 0°,64 dans les solutions ensemencées de *Rhizoctonia mucoroides*. La présence des Rhizoctones entraînant une augmentation très notable de concentration de la solution employée (1), il est naturel de penser que ces Champignons agissent de même dans les cellules qu'ils envahissent. Cette action *in vivo* est d'ailleurs prouvée directement par le fait observé par MAGNUS [23], par Noël BERNARD et par moi-même, de la disparition de l'amidon dans les cellules infestées ; la dislocation d'un composé colloïdal tel que l'amidon est parmi celles qui peuvent au mieux entraîner une augmentation de la pression osmotique du suc cellulaire.

Ainsi les Champignons symbiotiques engendrent précisément, dans les milieux où ils végètent, les modifications physico-chimiques par lesquelles on a pu provoquer artificiellement la croissance par épaississement. Le mécanisme de l'action de la symbiose sur la tubérisation se trouve de la sorte éclairé. Au reste, le cas des plantes à tubercules n'est pas le seul où les actions complexes exercées dans la nature par des parasites spécifiques ont pu être ramenées à des mécanismes physico-chimiques plus simples.

41. **Mécanisme des actions cécidogènes.** — En semant aseptiquement des graines de Pois sur des filtrats de culture de *Rhizobium radicicola* Beyer., M. MOLLIARD [30] a obtenu des plantules à racines courtes et fortement épaissies, présentant des phénomènes d'hyperplasie et d'hypertrophie comparables à ceux qui caractérisent les nodosités radicales produites dans la nature par le *Rhizobium* lui-même. Le même auteur [32], en inoculant dans le pistil du *Papaver Rhæas* un extrait aqueux de larves de l'*Aulax Papaveris*, a obtenu

(1) Cette augmentation ne tient pas à l'évaporation, qui est sensiblement la même pour tous les tubes, mais sans doute à une inversion partielle du saccharose.

une hypertrophie des lames placentaires semblable à celle que provoque la piqûre de ce parasite. Ces deux exemples montrent que l'hypertrophie réalisée dans certaines cécidies peut être obtenue artificiellement en dehors de l'intervention des parasites.

Mais il s'agit là encore d'actions spécifiques, provoquées par des substances chimiques complexes élaborées par les parasites eux-mêmes. Dans d'autres cas, des hyperplasies, qui dans les conditions naturelles relèvent d'actions parasitaires, ont pu être réalisées sous l'action de facteurs physiques simples, sans qu'aucune substance spécifique soit mise en jeu. Étudiant le mécanisme d'action du *Bacterium tumefaciens*, qui provoque chez diverses plantes des tumeurs comparables par leur structure et leur mode d'extension au cancer des animaux, M. Erwin Smith [41] a inoculé dans des tiges de Ricin des substances chimiques définies, trouvées dans les cultures de cette Bactérie et résultant de son métabolisme. Il a obtenu, par ce moyen, la production d'excroissances présentant quelques-uns des traits de structure qui caractérisent les galles dues au *Bacterium tumefaciens* même. Les substances capables de produire de tels effets sont très variées, puisqu'elles comprennent des sels ammoniacaux, des amines, des aldéhydes, des acides tels que l'acide acétique et l'acide formique. Ce n'est donc pas par leur nature chimique qu'elles agissent, mais bien par un mécanisme physique qui doit être le même dans tous les cas, et qui, selon M. Smith, consiste vraisemblablement en une modification de la pression osmotique.

Les faits rapportés dans ce chapitre montrent que les actions parasitaires spécifiques, qui, dans la nature, aboutissent à la production d'anomalies de croissance et de structure, peuvent souvent être ramenées à des mécanismes physico-chimiques d'ordre banal, parmi lesquels les variations de la concentration moléculaire jouent un rôle fondamental. Ils sont à rapprocher de la parthénogenèse expérimentale, où des facteurs physiques de même nature se substituent efficacement à l'action spécifique des spermatozoïdes.

Les expériences de tubérisation aseptique sous l'influence de solution concentrées, en rendant compte du mode d'action des parasites, complètent heureusement la théorie qui attribue à la symbiose un rôle prépondérant dans la production normale des tubercules. Mais elles n'infirment pas plus cette théorie que les expériences de parthénogenèse ne diminuent l'importance de la fécondation comme facteur de la segmentation des œufs. En transportant dans le domaine de la chimie physique quelques-uns des problèmes complexes et obscurs de la biologie, elles permettent de pénétrer plus profondément le mystère des phénomènes vitaux.

CHAPITRE VI

ESSAIS DE CULTURE DES CHAMPIGNONS ENDOPHYTES

Il serait d'un grand intérêt, pour le sujet qui nous occupe, d'isoler en culture pure les Champignons de mycorhizes et d'appliquer dans toute leur rigueur, à l'étude expérimentale de la symbiose, les techniques pasteuriennes, ainsi que Noël Bernard a pu le faire dans le cas des Orchidées. Malheureusement la culture des endophytes se heurte à des difficultés considérables. Après avoir rappelé brièvement quelques-unes des tentatives des auteurs qui ont abordé ce problème et insisté sur les résultats positifs obtenus par Noël Bernard pour les Champignons des Orchidées et, plus récemment, par M. Rayner pour celui des *Calluna*, j'exposerai dans ce chapitre les essais de culture de l'endophyte des *Solanum* que j'ai été amené à tenter.

42. **Premières tentatives.** — La méthode primitivement employée dans les recherches de cet ordre consistait à abandonner en milieu humide, ou sur des substratums nutritifs variés, des fragments ou des coupes de racines infestées, préalablement lavées à l'eau stérile. Les auteurs qui, à l'exemple de Wahrlich [42], ont eu recours à cette technique ont obtenu, avec une certaine constance, des *Fusarium* représentant les formes conidiennes de diverses espèces de *Nectria* ; ils ont généralement conclu de ces résultats que les Champignons de mycorhizes étaient des *Fusarium*.

M. Gallaud [17] a fait une critique serrée de ces expériences. Il a montré, d'une part, que les techniques employées étaient défectueuses et n'assuraient pas l'asepsie de la surface extérieure des racines; il a, d'autre part, obtenu des *Fusarium*

à partir de racines ou d'organes divers non infestés, avec la même constance que lorsqu'il s'agissait de mycorhizes. Il a enfin tenté d'inoculer ces Champignons à des plantules aseptiques d'espèces variées et a constaté qu'ils ne pénétraient jamais les racines des plantules vigoureuses ; seules les plantules moribondes étaient envahies par le mycélium, qui pénétrait indistinctement tous les tissus, sans y donner aucune des formes caractéristiques des endophytes. Il conclut de ces résultats négatifs que les *Fusarium* ne sont pas les formes libres des endophytes.

Le même auteur a tenté l'emploi de méthodes d'isolement plus parfaites ; ayant semé en cellules de Van Tieghem, sur des milieux nutritifs variés, des coupes fines de racines infestées, il a constaté, par des examens microscopiques répétés, que le mycélium interne n'y subissait aucun changement ; les moisissures qui se développaient dans certains cas partaient toujours de la surface et n'étaient que des impuretés banales. Dans une autre série d'expériences, il a tenté l'inoculation à des plantules aseptiques des divers Champignons obtenus par les méthodes d'extraction directe. Il a pu ainsi obtenir des infestations artificielles de thalles d'Hépatiques ou de voiles d'Orchidées, mais, dans tous ces cas, le mycélium pénétrait les cellules en droite ligne, sans former les pelotons, les vésicules et les arbuscules caractéristiques des Champignons de mycorhizes. En l'absence du critérium de l'inoculation, qui autorise seul à conclure à la spécificité des germes isolés, M. Gallaud admet que les divers Champignons qu'il a expérimentés n'ont rien de commun avec les endophytes.

43. **Les endophytes des Orchidées.** — Noël Bernard a résolu le problème en réalisant la culture pure des Champignons des Orchidées. Ayant semé sur de la gélose au salep des plantules provenant de semis faits en serre, ou des fragments découpés dans des racines contaminées, il obtint le développement de Champignons variés et constata que l'un d'eux, introduit dans des semis aseptiques de graines d'Orchidées, les faisait germer régulièrement [4]. Les plantules provenant de la germination de ces graines présentaient

d'ailleurs le mode d'infestation caractéristique. La preuve était ainsi faite de l'identité de ce mycélium avec l'endophyte. Par la suite, Noël Bernard perfectionna ses méthodes d'isolement [5] ; il réussit à extraire sous le microscope, au moyen d'une fine aiguille de platine stérilisée, les pelotons intra cellulaires qui infestent les racines et les embryons d'Orchidées, et à les transporter aseptiquement sur les milieux de culture appropriés. Dans ces conditions, les pelotons se développent et donnent d'emblée une culture pure de l'endophyte.

Les Champignons ainsi obtenus, caractérisés par leurs hyphes cloisonnées, rarement pelotonnées dans les cultures; et par le développement tardif de filaments moniliformes ramifiés, à articles courts et renflés, ressemblent étroitement au *Rhizoctonia Solani* Khün (= *Rhizoctonia violacea* Tulasne). Cette ressemblance a permis à Noël Bernard de les rapporter au genre *Rhizoctonia*. Il en a décrit trois espèces : l'une, le *Rhizoctonia repens*, très répandue, est commune à un grand nombre d'Orchidées ; les deux autres, qui se distinguent essentiellement de la première par la production de sclérotes, sont spéciales à un petit nombre de genres : ce sont le *Rhizoctonia mucoroides*, commensal des *Phalænopsis* et des *Vanda*, et le *Rhizoctonia lanuginosa*, commensal des *Odontoglossum*.

Ces résultats ont été pleinement confirmés par les recherches de M. Burgeff [11, 12], qui a isolé les mêmes Champignons d'un grand nombre d'Orchidées tropicales et indigènes. Mais, à la différence de Noël Bernard, M. Burgeff ne se préoccupe pas de leurs affinités ; il les décrit sous le nom générique d'*Orcheomyces* et adopte, comme nom spécifique de chacun des types isolés, le nom d'espèce de l'Orchidée qui l'hébergeait.

Tout récemment, MM. Costantin et Dufour [14] ont apporté une confirmation nouvelle des travaux de Noël Bernard en isolant le Champignon encore inconnu d'une Orchidée acclimatée dans nos contrées, le *Goodyera repens*. En semant les pelotons extraits des racines de cette plante sur des milieux nutritifs variés, ces auteurs ont obtenu une grande proportion de cultures pures d'un *Rhizoctonia* appartenant à une

espèce nouvelle, qu'ils décrivent sous le nom de *Rhizoctonia Goodyeræ repentis*.

La découverte de Noël Bernard a été féconde en résultats ; elle a fourni le moyen d'appliquer à l'étude de la symbiose chez les Orchidées les méthodes les plus précises et de varier largement les conditions expérimentales. En révélant chez les Rhizoctones des variations d'activité comparables aux variations de virulence des Bactéries, elle a permis de répéter, dans le cas des Orchidées, les expériences classiques par lesquelles Pasteur a établi les lois de l'infection bactérienne chez les animaux.

44. **L'endophyte du « Calluna vulgaris ».** — Les endophytes d'Orchidées sont restés les seuls que l'on sût obtenir en cultures pures, jusqu'au jour où M. Rayner [38, 39] réussit à cultiver le Champignon symbiotique du *Calluna vulgaris*. On sait que la symbiose n'est pas moins constante dans le groupe des Éricacées que dans celui des Orchidées. M. Rayner essaya d'abord d'isoler le Champignon des Bruyères en semant sur des milieux nutritifs convenables des fragments de racines infestées; il ne réussit par ce moyen qu'à cultiver les moisissures banales que ces racines portent à leur surface. Mais, par une circonstance heureuse, le commensal du *Calluna* ne reste pas strictement localisé dans les racines ; il envahit les tiges et pénètre jusque dans les carpelles, si bien qu'on le retrouve à l'état de pureté dans la cavité des fruits mûrs et dans le tégument des graines. On peut de là le transporter aseptiquement sur des milieux gélosés additionnés d'extrait de *Calluna* et obtenir son développement en culture pure. Le Champignon ainsi isolé est un *Phoma* ; M. Rayner a vérifié qu'il s'agissait bien de l'endophyte spécifique en l'inoculant à des semis aseptiques de graines de *Calluna vulgaris* et en reproduisant ainsi l'infestation caractéristique.

45. **L'endophyte des « Solanum ».** — Si la question de l'isolement et de l'identification des Champignons de mycorhizes était résolue pour les Orchidées et les Bruyères, elle restait entière pour les autres groupes de végétaux, qui, en

nombre immense, sont soumis à la symbiose. Aussi, lorsque Noël Bernard, à la suite de ses recherches sur les Orchidées, reprenait l'étude de la symbiose chez les *Solanum*, son premier souci fut-il de tenter l'isolement de l'endophyte de ces plantes [9].

Les semis, sur gélose au salep ou au jus de Pomme de terre, de fragments infestés de racines de Douce-Amère, lui ont fourni, à plusieurs reprises, parmi des moisissures sans intérêt, une Mucorinée qui a retenu son attention par ses caractères morphologiques et par l'action favorisante qu'elle exerçait sur la germination des graines de *Solanum Dulcamara*. Le Champignon dont il s'agit est constitué par des filaments rampants, vésiculeux, formant un voile épais ; plus tard, il développe des sporanges, qui parfois avortent, formant alors de véritables vésicules qui germent en donnant directement du mycélium. Enfin, les filaments aériens qui retombent sur le verre humide ou la gélose donnent en abondance des rameaux ramifiés, grêles, rappelant les arbuscules.

L'étude de ce Champignon a été interrompue avant que l'auteur en ait pu tenter l'inoculation à des plantules de *Solanum*. Aussi, en l'absence du critérium fourni par l'infestation expérimentale, Noël Bernard s'abstient-il de conclure à son identité avec l'endophyte.

46. **Le « Mucor Solani ».** — J'ai tenté d'isoler à nouveau cette Mucorinée à partir de racines infestées de *Solanum*. Malheureusement la technique élégante employée par Noël Bernard pour l'isolement des Rhizoctones s'est montrée inapplicable ici. Si l'on peut, au prix d'une certaine dextérité, extraire sous le microscope les pelotons bien distincts qui occupent les cellules des volumineuses racines d'Orchidées, il n'en est pas de même des arbuscules, qui forment dans les plus fines radicelles de la Douce-Amère et de la Pomme de terre un chevelu inextricable. Il est possible, néanmoins, d'éliminer les saprophytes superficiels au moyen d'un brossage mécanique des racines dans du sable humide stérilisé. Des coupes, pratiquées avec des instruments flambés dans des racines infestées ainsi traitées, ont été transportées sur des milieux

nutritifs gélosés (1). Elles y sont restées indéfiniment stériles, et le mycélium spécifique qu'elles renfermaient ne s'est pas plus développé que les moisissures banales (2).

Ces essais infructueux suggéraient que les arbuscules, ainsi que l'avait prévu Noël BERNARD, représentaient des formes beaucoup plus étroitement adaptées à la vie parasitaire que les pelotons des Orchidées, et qu'ils étaient sans doute incapables de se développer à l'état autonome. Mieux valait donc, malgré les risques de contamination par la flore saprophyte superficielle, tenter de bouturer le mycélium extérieur pris au moment de sa pénétration dans les racines.

A cet effet, des racines infestées de plantules de *Solanum Dulcarama* ont été lavées au pinceau dans plusieurs bains successifs d'acide tartrique à 0,5 p. 100, puis découpées en menus fragments qui ont été transportés sur des tranches de Pommes de terre stérilisées, enfermées dans des tubes de Roux. Les fragments semés ne tardent pas être envahis par une multitude de Bactéries et de moisissures. Au cours de très nombreux essais, j'ai isolé, à trois reprises, parmi ces impuretés banales, un *Mucor* présentant le caractère du Champignon décrit par Noël BERNARD. Transporté sur des milieux gélosés, ce *Mucor* donne d'abord des cultures incluses dans la gélose (3), puis développe des filaments aériens, dressés, portant des sporanges. Les gros troncs mycéliens inclus dans le substratum donnent naissance à des arbuscules et à des vésicules semblables à ceux que l'on observe dans les mycorhizes. Les arbuscules, portés latéralement par les

(1) Le milieu employé pour cet essai était une gélose additionnée d'un extrait obtenu par macération dans l'eau à 80° de fragments de tubercules de Pomme de terre. Avant la répartition dans les tubes de gélose, l'extrait était stérilisé par filtration sur porcelaine.

(2) J'ai pu m'assurer de l'inertie complète des endophytes intracellulaires en semant en cellule de Van Tieghem de petits groupes de cellules infestées découpées aseptiquement, sous le microscope, dans des thalles de *Fegatella conica*. Les fragments semés ont été dessinés à la chambre claire, et des examens répétés chaque jour pendant un mois ont montré que les pelotons mycéliens ne subissaient pas le moindre changement.

(3) La gélose additionnée d'une décoction de tubercules d'*Orobus tuberosus* permet au mieux de mettre en évidence les caractères morphologiques les plus intéressants de ce Champignon.

filaments principaux, sont formés de rameaux d'une ténuité extrême, ramifiés dichotomiquement et formant des enchevêtrements complexes (Pl. IX, fig. 1). Les vésicules sont des sporanges avortés, capables de germer en filaments mycéliens.

Ce Champignon, qui paraît appartenir à une espèce nouvelle et que je désignerai sous le nom de *Mucor Solani*, répond à la diagnose suivante :

Mucor Solani. — Sporangiophores dressés, le plus souvent non ramifiés (exceptionnellement ramifiés près du sommet). Gazon de 2 à 4 centimètres de haut, serré et fin, blanc cotonneux. Sporanges sphériques de 36 μ de diamètre moyen (dimensions extrêmes : 30 à 57 μ), ou subsphériques (25 × 24 μ à 45 × 42 μ), gris ou brun jaunâtre. Membrane laissant une collerette. Columelles sus-jacentes, sphériques ou légèrement aplaties à la base, de 16 μ, 5 de diamètre. Spores lisses ellipsoïdes, rarement rondes, ordinairement de 46,5 × 3 μ (dimensions extrêmes : 3 × 3 μ à 7 × 5 μ).

Zygospores inconnues.

Le *Mucor Solani* est une espèce voisine du *Mucor hiemalis* Wehmer ; il en diffère par ses columelles sus-jacentes et par la forme de ses spores, qui sont moins allongées.

47. **Inoculations expérimentales.** — Dans les mois qui ont suivi son isolement, ce *Mucor* a été inoculé par piqûre au voisinage de plantules aseptiques de Pomme de terre, développées soit dans de la terre stérilisée, soit dans des solutions nutritives gélosées. Les radicelles exercent une attraction manifeste sur le Champignon qui, alors qu'il croît faiblement dans la profondeur du milieu environnant, prend autour d'elles un développement exubérant. Elles apparaissent en coupe entourée d'un épais réseau mycélien qui forme une sorte de mycorhize ectotrophe. Au contact de la racine, le mycélium différencie d'énormes dilatations vésiculeuses enkystées, qui rappellent de très près les formes de pénétration de l'endophyte. Ces vésicules sont découpées par des incisures en digitations dirigées vers la racine (Pl. IX, fig. 2); plus tard, il se développe des disques adhésifs appliqués contre la paroi de l'assise subéreuse, qu'ils invaginent au moyen de bourgeons en forme de coin (Pl. IX, fig. 3).

A un stade ultérieur, le mycélium pénètre dans la racine, et, au lieu de croître en droite ligne à travers tous les tissus, à la manière des impuretés banales, il se localise dans les cellules corticales, où il forme des pelotons très comparables à ceux de l'endophyte (Pl. IX, fig. 4). Il développe même des

ébauches d'arbuscules (Pl. IX, fig. 5) et donne naissance à des vésicules intracellulaires parfaitement caractérisées (Pl. IX, fig. 6). Par ses figures de pénétration très particulières et par son mode de développement intracellulaire, ce Champignon ressemble donc à l'endophyte des *Solanum* ; des expériences plus complètes sont encore nécessaires pour décider s'il doit lui être identifié; mais il existe déjà de fortes présomptions en faveur de cette identité.

CHAPITRE VII

SYMBIOSE ET ÉVOLUTION

48. **Résumé général.** — Les principaux résultats établis dans ce qui précède peuvent être résumés comme il suit :

1° Chez la Pomme de terre et l'*Orobus tuberosus* issus de graines, l'établissement de la symbiose entraîne la tubérisation des bourgeons de la base de la tige. Si l'on soustrait ces plantes à l'action des Champignons symbiotiques, sans faire varier les autres conditions de leur vie, ces mêmes bourgeons se différencient en tiges grêles et ne produisent pas de tubercules.

2° Tandis que le cycle évolutif de la Pomme de terre est caractérisé par une alternance bien marquée des phases de différenciation et de tubérisation, chez l'*Orobus tuberosus*, les tubercules une fois formés continuent à s'accroître indéfiniment. Le premier de ces types de développement est lié à une symbiose intermittente, le second à une symbiose continue.

3° Diverses plantes (Pomme de terre, *Orobus tuberosus*, Ophrydées) peuvent, comme il résulte de ce qui précède, adopter deux modes de développement, selon qu'elles sont soumises ou non à la symbiose ; dans le premier cas, elles sont réduites à une tige aérienne unique et produisent des organes pérennants aux dépens de leurs bourgeons basilaires ; — dans le second cas, elles sont rameuses dès la base et dépourvues d'organes pérennants. Il existe des exemples d'espèces d'un même genre, telles que le *Mercurialis perennis* et le *Mercurialis annua*, qui se distinguent essentiellement par des caractères végétatifs de même ordre ; dans ce cas encore, on retrouve la même relation que précédemment entre la symbiose et le port de la plante.

4° Il résulte des statistiques relatives à la répartition des mycorhizes que, en règle générale, les plantes vivaces sauvages hébergent des Champignons, tandis que les plantes annuelles en sont dépourvues. L'étude de trois plantes annuelles (*Orobus coccineus*, *Mercurialis annua*, *Solanum nigrum*) montre que ces végétaux peuvent, comme leurs congénères vivaces, se laisser pénétrer par les endophytes, mais qu'ils s'en affranchissent totalement, à brève échéance, par une phagocytose énergique.

5° Dans tous les cas étudiés, la symbiose peut être définie comme la limite vers laquelle tend l'association de deux commensaux quand leurs actions réciproques s'équilibrent. Les plantes résistent, avec des succès divers, à l'attaque des Champignons, en mettant en œuvre successivement des processus d'immunité mécanique, cellulaire et humorale. On reconnaît là les réactions essentielles qui caractérisent l'immunité dans les maladies animales.

Tous ces faits sont rigoureusement superposables à ceux que Noël Bernard a mis en évidence chez les Orchidées ; ils sont conformes aux prévisions de la théorie qu'il a déduite de l'étude de ces plantes et, par là, en confirment la valeur.

Le moment est donc venu de rappeler la portée générale de cette doctrine et de passer en revue les faits récemment établis qu'elle permet de coordonner.

49. **Hérédité et variation.** — L'existence de tubercules, leur forme et leur structure, représentent chez une plante donnée des caractères stables et héréditaires, que les systématiciens font figurer dans la diagnose de l'espèce, et qui sont généralement d'un bon usage pour sa détermination. Or nous venons de voir que ces caractères sont sous la dépendance étroite du parasitisme de Champignons. A côté des caractères spécifiques qui tiennent à la nature des germes de l'espèce, ou, plus précisément, à la nature des chromosomes, il en existe donc d'autres, apparemment aussi stables, qui dépendent de facteurs externes. On conçoit que ces derniers caractères, au cas où les facteurs qui les déterminent restent ignorés, puissent être confondus parmi les premiers.

Quoi qu'il en soit, leur fixité est liée à la permanence des conditions de vie dont ils dépendent, au maintien constant de ces conditions de génération en génération. Si l'on découvre ces conditions particulières et si l'on parvient à les modifier ou à les supprimer, on doit s'attendre à voir les caractères correspondants varier ou dégénérer.

C'est, en fait, ce que nous avons vu se produire lorsque nous avons fait varier les conditions de la symbiose chez des plantes soumises à ce mode de vie : une Pomme de terre, un *Orobus tuberosus*, soustraits à l'action de leurs Champignons symbiotiques, cessent de former des tubercules, perdent par conséquent l'un de leurs caractères spécifiques les plus saillants. Il y a donc là un facteur indéniable de variation. Noël Bernard prétend, et c'est l'essentiel de sa théorie, que ce facteur a pu jouer un rôle fondamental dans la formation des espèces végétales.

50. **L'évolution des Orchidées.** — Cette manière de voir se fonde essentiellement sur une étude précise de la symbiose dans les diverses séries phylétiques des Orchidées. Ce groupe se prête mieux que tout autre à une étude de ce genre. « La famille des Orchidées, remarque Noël Bernard [5], est l'une des plus riches en espèces de tout le règne végétal ; la conformation complexe des fleurs y offre beaucoup de variété, et l'organographie florale comparée rend moins illusoire dans ce cas que dans d'autres la tentative de reconstituer un arbre généalogique... On a donc un moyen indépendant de toute considération relative à la symbiose pour apprécier le degré d'évolution des espèces actuelles. » Partant de là, Noël Bernard s'est proposé d'examiner comment l'état de symbiose se modifie quand on passe d'Orchidées simples et primitives à d'autres qui atteignent un plus haut degré de complexité.

Cette enquête l'a conduit à reconnaître que l'évolution des Orchidées a concordé avec une adaptation de plus en plus parfaite de ces plantes à la symbiose. Au rang le plus inférieur, représenté par le *Bletilla hyacinthina*, la symbiose est, comme on l'a vu, facultative au début de la vie, et l'apparition du premier tubercule est tardive. Chez le *Bletilla* adulte,

la symbiose est la règle, mais elle reste intermittente : chaque année des racines poussent et s'infestent, en même temps que se développent des tiges aériennes ; l'organisme réagit à l'infestation en produisant un tubercule ; puis les racines meurent, comme les tiges, laissant la plante réduite à un rhizome indemne de Champignons. Il s'agit là d'une forme primitive de symbiose, et, selon la remarque de Noël Bernard, l'état d'un *Bletilla* est en réalité bien proche de celui d'une plante sujette à une maladie cryptogamique bénigne, capable de récidiver.

Chez des Orchidées plus évoluées, telles que les Cattléyées, la symbiose est devenue nécessaire au début de la vie, et le tubercule embryonnaire se forme dès la germination ; mais, à l'état adulte, l'infestation est, comme dans le cas précédent, intermittente, et le mode de végétation reste conforme au type sympodial.

C'est seulement chez les Orchidées les plus évoluées, telles que les *Phalænopsis*, les *Vanda* ou le *Neottia Nidus-avis* que la symbiose atteint sa forme la plus parfaite ; non seulement elle est, ici encore, nécessaire dès le début de la vie, mais elle cesse d'être intermittente pour devenir continue : la plante une fois infestée héberge des Champignons pendant tout le cours de sa vie, et sa végétation devient monopodiale. Certaines de ces Orchidées à végétation monopodiale, constituées par une tige dressée ligneuse surmontée d'un bouquet de feuilles, sont de véritables arbres, ayant le port des Palmiers.

Une telle concordance entre l'évolution et l'adaptation de plus en plus parfaite à la symbiose, qui se retrouve dans les diverses séries phylétiques des Orchidées, rend hautement vraisemblable que les deux phénomènes sont corrélatifs et que l'action continue des Champignons a eu un rôle essentiel pour la formation des espèces de cette famille. Mais une symbiose de plus en plus parfaite se caractérise, comme on vient de le voir, par un séjour de plus en plus prolongé des Champignons dans les cellules de leurs hôtes. Or, on sait que l'activité, ou, si l'on veut, la virulence des endophytes, qui s'atténue lorsque ces organismes mènent la vie autonome,

s'exalte au contraire lorsqu'ils vivent continûment à l'état de symbiose. On est conduit par là à se demander si l'évolution des Orchidées n'a pas été entraînée par une exaltation progressive d'activité de leurs Champignons commensaux. S'il en est ainsi, cette évolution doit pouvoir être reproduite expérimentalement ; Noël BERNARD [5] l'a reproduite en effet chez le *Bletilla hyacinthina*.

Si on inocule des semis de graines de cette espèce avec un Champignon d'activité moyenne, le mycélium pénètre les cellules de l'embryon, mais y est rapidement détruit par phagocytose ; les graines donnent des plantules grêles, à entrenœuds espacés, analogues aux formes juvéniles de la plupart des végétaux. Mais, après plusieurs tentatives de pénétration du Champignon, la symbiose finit par s'établir ; il se forme dès lors un tubercule à la partie supérieure de la tige : à la symbiose tardive correspond ici une tubérisation tardive. Si on inocule le semis avec un Champignon rendu très actif par un séjour dans des plantules, la symbiose s'établit d'emblée, et il se forme, dès la germination, conformément à la loi générale du développement des Orchidées, un tubercule embryonnaire. Sous l'influence de Champignons d'activité exagérée, le *Bletilla* abandonne donc son mode de germination normal pour donner des plantules analogues à celles des Orchidées plus évoluées.

De même un *Cymbidium*, inoculé avec le *Rhizoctonia mucoroides*, Champignon des *Phalænopsis* et des *Vanda*, qui sont parmi les plus évoluées des Orchidées, a abandonné son mode de germination habituel pour donner une plantule analogue à celle de l'*Eulophidium maculatum*. Des mutations plus remarquables encore se sont produites dans les cas, d'ailleurs assez rares, où une association anormale a pu être réalisée entre des embryons de *Vanda* et le *Rhizoctonia lanuginosa*, commensal des *Odontoglossum* ; un certain nombre de graines soumises à l'action de ce Champignon ont donné des tubercules embryonnaires ramifiés, ou plus exactement fasciés, fort différents des plantules normales de *Vanda*.

Les progrès de la symbiose ayant entraîné la formation de plus en plus précoce des tubercules, il est naturel de penser

que les ancêtres directs des Orchidées étaient des plantes où la tubérisation devait se produire plus tardivement encore que chez le *Bletilla*. Cette hypothèse conduit à admettre que « des plantes annuelles atteintes, d'abord accidentellement, par des Champignons ont cessé de fleurir dans leur première année et que, par compensation, des bourgeons latéraux de leurs tiges ont donné naissance à des organes pérennants, bulbes ou branches de rhizome (1). La formation de ces organes serait ensuite devenue de plus en plus précoce, en même temps que l'association avec les Champignons devenait à chaque génération plus prolongée et plus intime ».

51. **Les étapes de l'évolution.** — La vérification de cette hypothèse exigerait une étude comparée de la symbiose dans des familles telles que les Liliacées ou les Amaryllidées, que l'on peut considérer comme vraisemblablement voisines de la souche ancestrale des Orchidées. A défaut d'une telle étude, les exemples étudiés dans le présent travail offrent l'image des étapes que ces plantes ont dû parcourir pour atteindre à l'état de haute différenciation représenté par les Orchidées.

Le degré le plus inférieur de cette évolution est occupé par la Pomme de terre. Non seulement, chez cette espèce, les graines germent sans Champignon, mais encore la symbiose ne s'établit qu'irrégulièrement. Beaucoup d'individus s'affranchissent des endophytes et évoluent sans produire de tubercules, se comportant comme des plantes annuelles. D'autres tolèrent leurs hôtes, mais dans ce cas la symbiose s'établit tardivement, et la tubérisation qui en est la conséquence est de même tardive : les bourgeons latéraux de la tige ne forment des tubercules qu'après avoir différencié des stolons grêles plus ou moins allongés (fig. 9, A). Par la suite, la symbiose est intermittente, et la plante se développe selon le mode sympodial.

(1) Le phénomène inverse a pu d'ailleurs se produire ; des plantes vivaces, en s'affranchissant des Champignons, auraient alors donné naissance à des espèces annuelles. L'histoire des Mercuriales suggère comment deux espèces, l'une annuelle et l'autre vivace, ont pu se différencier, par un processus de ce genre, aux dépens d'une souche ancestrale commune.

L'adaptation à la symbiose est déjà moins imparfaite chez l'*Orobus tuberosus*. Ici encore, la germination est autonome, et la plante développe d'abord une ou deux tiges feuillées bien différenciées. Mais la virulence du Champignon a plus de fixité que dans le cas précédent, et tous les individus exposés à la pénétration des endophytes contractent la symbiose avec eux. La tubérisation est moins tardive que chez

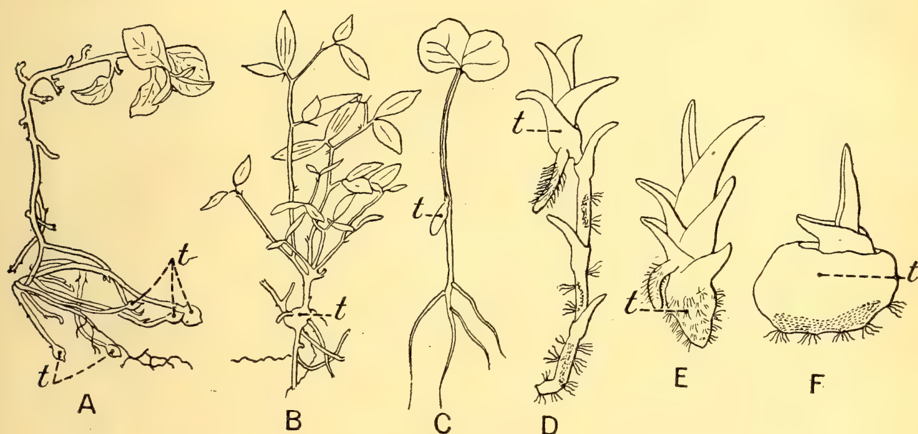


Fig. 9. — Schéma des étapes de l'évolution, montrant la tubérisation d'autant plus précoce que l'adaptation à la symbiose est plus parfaite. — A, *Solanum tuberosum* ; B, *Orobus tuberosus* ; C, *Ficaria ranunculoides* ; D, plantule de *Bletilla hyacinthina* inoculée avec un *Rhizoctonia repens* atténué ; E, plantule de *Bletilla hyacinthina* inoculée avec un *Rhizoctonia repens* actif ; F, tubercule embryonnaire de *Cattleya*. — *t*, tubercules. En D et F, les régions infestées, vues par transparence, sont ombrées. — C à F d'après Noël BERNARD.

la Pomme de terre : les bourgeons latéraux de la tige principale cessent de se différencier sans avoir passé par aucune phase d'élongation, et ces bourgeons avortés restent confondus dans le tubercule unique qui se développe à la base de la plante (fig. 9, B). Enfin, la symbiose une fois établie reste continue, et les tubercules, au lieu de disparaître chaque année, continuent à s'accroître indéfiniment.

Le cas de la Ficaire, étudié par Noël BERNARD [1], représente un progrès vers la symbiose et la tubérisation précoces, telles qu'elles sont réalisées chez les Orchidées. Les graines de Ficaire ont un embryon rudimentaire, qui se différencie pendant la digestion de l'albumen; mais la phase

juvénile de différenciation est ici beaucoup plus courte que chez les deux plantes précédentes ; elle ne va pas au delà du déploiement du cotylédon unique de la plantule. Les racines s'infestent en effet dès leur formation, et aussitôt le bourgeon terminal cesse d'évoluer en rameau et produit un tubercule (fig. 9, C).

Cet exemple nous amène à celui du *Bletilla* inoculé avec des Champignons atténués, qui, après une courte phase d'élongation, produit un tubercule aux dépens de son bourgeon terminal (fig. 9, D). On passe de là au cas du *Bletilla* inoculé avec un mycélium actif, qui germe directement en un tubercule embryonnaire (fig. 9, E), et, enfin, au cas des Orchidées plus évoluées, où la symbiose est nécessaire à la germination, et où la phase initiale du développement est une phase de tubérisation (fig. 9, F).

52. **L'origine des plantes vasculaires.** — Ces exemples montrent comment la symbiose, après avoir provoqué l'établissement de l'état vivace, a pu entraîner une évolution progressive de l'appareil végétatif des plantes qui lui étaient soumises de plus en plus étroitement. Mais on est souvent porté à attribuer moins d'importance, en systématique, aux caractères végétatifs qu'aux particularités de la reproduction, et à fonder de préférence sur les homologies de l'appareil reproducteur les hypothèses relatives à la filiation des groupes. Cette manière de voir ne saurait pourtant être exclusive, et il est permis de se demander si, dans certains cas, des variations de l'appareil végétatif, et notamment l'apparition de l'état vivace, n'ont pas été à la base de la formation de grands groupes de végétaux.

La série des Archégoniates est remarquable par l'uniformité du cycle sexuel des plantes par ailleurs fort disparates qu'elle rassemble. Mais les deux grands groupes qui la composent se distinguent par des différences telles dans la forme et l'évolution de l'appareil végétatif qu'elles ont frappé d'abord les naturalistes, au point de justifier la répartition de ces végétaux en deux embranchements distincts. Les Muscinées ont un gamétophyte plus ou moins complexe, sou-

vent vivace, et un sporophyte toujours monopodial et annuel. Chez les Cryptogames vasculaires les plus inférieures, telles que les Lycopodiacées, le sporophyte est toujours vivace, aussi bien que le prothalle. On est porté à situer la souche ancestrale des Lycopodiacées, et, par leur intermédiaire, des plantes vasculaires, au voisinage des Muscinées à gamétophyte peu élevé en organisation, telles que certaines Hépatiques à thalle.

Or, le thalle des Hépatiques est souvent vivace, et, dans ce cas, il héberge des Champignons symbiotiques ayant tous les caractères des Champignons de mycorhizes ; par contre, le sporophyte annuel de ces plantes est toujours indemne d'infestation. Chez les Lycopodiacées, les prothalles vivaces sont infestés, et la symbiose atteint chez eux un haut degré de perfection, puisque les spores dont ils dérivent ne peuvent germer qu'avec le concours de Champignons ; ces gamétophytes, infestés dès l'origine, sont d'ailleurs tubérisés et prennent au début de leur développement des formes en toupies comparables aux formes juvéniles des Orchidées. Mais, au contraire de ce qui arrive chez les Hépatiques, l'infestation se propage ici au sporophyte dès la germination de l'œuf : chez le *Lycopodium cernuum* ou le *Phylloglossum Drummondii*, par exemple, la jeune plantule issue de l'œuf forme précocement un petit tubercule infesté, appliqué sur le sol. Par la suite, le sporophyte reste soumis à la symbiose et prend l'état vivace.

Partant de ces données, Noël Bernard suggère que les plantes vasculaires primitives dérivent, par une adaptation parfaite à la symbiose, de quelque forme disparue d'Hépatique ou d'Anthocérotale à gamétophyte infesté et vivace. Le sporophyte monopodial et annuel de cette forme ancestrale supposée, envahi par les Champignons commensaux du gamétophyte, a réagi en produisant un tubercule et s'est affranchi en prenant l'état vivace. Ainsi, l'*apparition des plantes vasculaires aurait été la conséquence d'une haute adaptation de certaines Muscinées à la vie en symbiose avec des Champignons.*

Il serait important, pour contrôler cette hypothèse, d'étu-

dier l'influence de la symbiose sur le développement du gamétophyte chez les Hépatiques. Des observations récentes de M. Marcel Denis fournissent à cet égard des suggestions intéressantes [15]. Dans les thalles d'un *Aneura* sp., M. Denis a découvert une infestation particulièrement importante, due à un Champignon filamenteux qui forme des pelotons intracellulaires ; la zone envahie, qui comprend plusieurs assises de cellules, est beaucoup plus étendue que chez les *Aneura* normaux. Or cette plante très largement infestée présentait, par rapport au type de végétation habituel des Hépatiques à thalle, des caractères aberrants ; le thalle était très charnu, avait l'aspect coralloïde qu'offrent les racines de certains saprophytes et était dépourvu de chlorophylle ; il se rapprochait par là du prothalle tubérisé et souvent sans chlorophylle des Lycopodes. On a donc là l'exemple d'un gamétophyte d'Hépatique, qui, par suite d'une adaptation plus étroite à la symbiose, a acquis quelques-uns des caractères les plus saillants du gamétophyte des Lycopodiacées.

Les remarquables expériences de M. Rayner sur le *Calluna vulgaris* [38, 39] montrent, d'autre part, comment l'apparition des racines, qui est l'un des traits distinctifs essentiels des plantes vasculaires, peut dépendre, dans certains cas, de l'action de Champignons symbiotiques. Des graines de *Calluna*, semées aseptiquement, après désinfection de leur tégument, sur des milieux gélosés stérilisés, germent en donnant des plantules rabougries, dépourvues de racines. Semées, toutes choses égales d'ailleurs, au contact du *Phoma* qui est l'endophyte de cette espèce, elles développent des plantules d'aspect normal, abondamment pourvues de racines.

53. **Symbiose et évolution chez les Lichens.** — Les exemples précédents laissent entrevoir le rôle essentiel que la symbiose a pu jouer dans l'évolution des plantes supérieures. Le cas des Lichens suggère que le même facteur a pu agir aussi sur l'évolution de Thallophytes. M. et Mme Fernand Moreau ont entrepris, du point de vue où s'était placé Noël Bernard pour ses recherches, une étude de la symbiose lichénique, qui, pour en être à ses débuts, n'en a pas moins fourni des résultats

suggestifs [34]. Partant de ce fait que les hyphes des Lichens, lorsqu'une Algue est introduite dans une région du thalle où elle ne pénètre généralement pas, réagissent à son contact en produisant un plectenchyme cortical, ces auteurs en viennent à considérer le thalle aérien du Lichen comme l'équivalent d'un organe déformé par un parasite; les Lichens seraient ainsi des Champignons malades, atteints d'une maladie dont l'agent infectieux est une Algue. Il y aurait donc à distinguer chez ces végétaux deux groupes de caractères : les uns en rapport immédiat avec la symbiose et récemment acquis, les autres indépendants de la symbiose et remontant à un passé lointain.

Dans une note ultérieure [35], à laquelle il a été fait allusion plus haut (Voir chap. IV, § 33), M. F. MOREAU signale que les associations instables qui résultent chez les Lichens de l'invasion d'Algues étrangères peuvent, en certains cas, acquérir les caractères de stabilité de la symbiose lichénique habituelle ; or le complexe qui résulte de cette symbiose anormale diffère profondément du thalle primitif et mérite d'être décrit comme une espèce nouvelle. C'est ce qui arrive chez une Stictacée, le *Ricasolia amplissima*. Chez ce Lichen, il est fréquent que des céphalodies externes ou internes se forment sous l'influence d'une Cyanophycée. L'évolution de ces céphalodies peut être arrêtée par la dégénérescence et la mort des Algues, mais souvent elles s'élèvent vers le cortex, dont elles écartent les éléments, et, faisant éruption à la face supérieure du Lichen, se ramifient de manière à constituer des arbuscules qui couvrent d'une végétation grisâtre la surface du thalle et méritent par leur fréquence de figurer dans la diagnose de l'espèce. Certains lichénologues considèrent ces formations comme des Lichens adventifs, auxquels ils donnent le nom de *Dendriscocaulon bolacynum*. Ces faits, caractérisés par l'apparition brusque d'un être nouveau, né d'une association anormale, sont à mettre en parallèle avec les mutations que Noël BERNARD a observées chez les *Vanda* et les *Cymbidium*, dans les cas où il a réussi à adapter ces Orchidées à la symbiose avec des Champignons distincts de leurs hôtes normaux.

54. **La symbiose chez les Bactéries.** — D'autres expériences suggèrent que, chez des Thallophytes d'organisation beaucoup plus rudimentaire, tels que les Bactériacées, la symbiose peut encore agir comme facteur d'évolution. M. PINOY [37] a montré que les Myxobactéries adoptent deux modes de végétation différents, selon qu'elles sont associées ou non à une Bactérie symbiotique. Un *Chondromyces crocatus*, cultivé en culture pure, se développe indéfiniment à la manière des Bactéries ordinaires, en donnant des colonies indifférenciées. Associé à une Bactérie voisine du *Micrococcus luteus*, ce même germe édifie des appareils d'une haute complexité, comprenant un pied souvent ramifié, supportant une tête arrondie sur laquelle sont insérés des kystes cylindriques. Pied, tête et kystes sont formés de Bactéries disposées suivant des alignements réguliers et cimentées par une gangue cornée.

La symbiose étant définie comme une association durable entre deux organismes antagonistes dont les forces s'équilibrent, on pouvait espérer la réaliser en partant d'une Bactérie capable de produire chez un animal soit des infections mortelles, soit des infections bénignes. Il suffisait pour cela de chercher la condition où les deux organismes en présence arriveraient à tolérer la vie commune prolongée. C'est ce que j'ai tenté de réaliser avec une Bactérie pyogène, le *Staphylococcus aureus* [25]. Inoculé à dose convenable au Cobaye, ce germe provoque une réaction inflammatoire locale, caractérisée par un afflux de leucocytes polynucléaires, se produisant au point envahi par les Bactéries. Les leucocytes et les microbes ainsi mis en présence peuvent subir des sorts divers : tantôt les Staphylocoques, au moyen des toxines qu'ils sécrètent, détruisent en masse les leucocytes qui les environnent ; tantôt, au contraire, ces derniers éléments triomphent de l'invasion et demeurent vivants, après avoir détruit les Bactéries. Mais, si la dose de germes injectés est bien choisie, microbes et leucocytes restent vivants au contact les uns des autres, réalisant une sorte de symbiose. En pareil cas, les colonies de Staphylocoques qui occupent le centre des nodules leucocytaires adoptent un mode de

végétation particulier ; leurs cellules périphériques se différencient en éléments claviformes à membrane épaisse et stratifiée, qui se groupent suivant une disposition rayonnée autour de l'amas central de *Coccus*. Des organismes très différents du Staphylocoque, tels que le Bacille tuberculeux, certaines Streptothricées et même des Champignons (*Monilia albicans* [24], peuvent adopter un type de végétation identique, lorsqu'ils s'adaptent à la symbiose avec des leucocytes de Mammifères. Ces exemples de convergence montrent qu'ici encore la forme d'un être peut dépendre non seulement de la nature de ses germes, mais encore des circonstances qui entourent son développement.

55. **Symbiose et évolution chez les animaux.** — Les faits qui viennent d'être énumérés montrent que la doctrine de l'évolution dans la symbiose, que Noël Bernard avait fondée sur l'étude comparée de divers groupes de plantes supérieures, peut être sans invraisemblance généralisée à l'ensemble de la série végétale, sans en excepter les Thallophytes les plus inférieurs. Est-il possible de donner à cette doctrine toute son ampleur en l'étendant au règne animal? Nos connaissances sur la symbiose chez les animaux sont trop fragmentaires pour qu'une telle généralisation ne soit encore prématurée. Pourtant certains groupes, les Insectes notamment offrent des exemples nombreux d'associations héréditaires avec des microorganismes qui paraissent jouer un rôle dans leur vie. Les études publiées par M. Roubaud sur la symbiose chez les Mouches tsetsés sont à ce point de vue parmi les plus suggestives [40]. Les tsetsés ou Glossines se distinguent des autres Mouches par des caractères aberrants, dont les principaux sont leur régime hémophage strict et leur reproduction pupipare. Par une série d'observations et de raisonnements fort ingénieux, M. Roubaud établit que ces deux caractères sont corrélatifs et sont sous la dépendance de la symbiose vraisemblablement héréditaire que les Glossines contractent obligatoirement avec des Levures. En fait, les Mouches piqueuses, telles que les Stomoxes, chez lesquelles le régime hémophage n'est pas exclusif, sont ovipares et ne sont pas

soumises à la symbiose. Par contre, tous les Diptères pupipares sont, comme les Glossines, des hémophages stricts et, comme elles, hébergent des Levures symbiotiques dans des cellules spécialisées de leur intestin. Ainsi a pu se réaliser « cette remarquable série adaptative que nous offre, dans le sens de l'ectoparasitisme, l'ensembe des Diptères pupipares, chez lesquels on peut suivre de façon si complète, avec l'atrophie progressive des ailes et la dégradation parasitaire croissante, une modification si complète du type de la Mouche » [Roubaud]. Nous avons bien là l'exemple d'une évolution progressive réalisée par tout un groupe d'animaux et dont la cause déterminante première est la symbiose avec des microorganismes. A ce point de vue, les observations de M. Roubaud sur les Mouches sont à mettre en parallèle avec les expériences de Noël Bernard sur les Orchidées.

Des faits de même ordre se retrouvent-ils à d'autres degrés de l'échelle animale ? Des recherches récentes tendent à montrer que, chez les Mammifères même, des associations symbiotiques ont pu n'être pas sans influence sur le développement. MM. Masson et Regaud [26 à 28] ont, en effet, signalé la présence constante et normale, dans le tissu lymphoïde de l'intestin du Lapin, de nombreuses Bactéries, et ils suggèrent que la structure très particulière des organes lymphoïdes intestinaux chez cette espèce est liée à la symbiose.

Ainsi la théorie de l'évolution par la symbiose permet de coordonner des faits nombreux se rapportant aux groupes les plus variés d'être vivants. Elle apparaît par là comme un instrument de travail de valeur éprouvée. Les découvertes de Pasteur ont montré le rôle fondamental que les microorganismes jouent dans la nature. Si l'on adopte l'hypothèse générale qui vient d'être esquissée, il convient de faire figurer la genèse et l'évolution des espèces parmi les phénomènes qui relèvent de leur action. Le domaine de la microbiologie se trouve dès lors immensément accru, et, grâce aux méthodes créées par Pasteur, on peut avoir l'espoir d'arriver à une connaissance précise du déterminisme de l'évolution, qui fournira sans doute le moyen de la diriger.

APPENDICE

I. — STATISTIQUES.

Pour apprécier le degré d'infestation des plantes étudiées, j'ai eu recours à la méthode statistique suivante : pour chaque plante, les racines ont été coupées en menus fragments, qui ont été rassemblés en faisceau; après inclusion à la paraffine, le faisceau de racines a été débité en coupes de 1/150e de millimètre. Des coupes ont été prélevées de quinze en quinze dans la série obtenue et examinées ; ces examens, portant sur des coupes distantes de 0^{mm},1, ne pouvaient laisser échapper aucune infestation importante.

Cela fait, j'ai compté, pour chacune des plantes étudiées, le nombre total de racines ainsi examinées et le nombre de racines infestées; pour chacune de ces dernières, l'état du Champignon et l'étendue de l'infestation ont été notés.

Les résultats de ces statistiques sont résumés dans les tableaux suivants. J'y ai noté (dans la colonne de droite) le rapport (appelé par abréviation rapport $\frac{v}{i}$) du nombre de racines renfermant du mycélium vivant au nombre total de racines infestées. Les nombres de cette colonne sont les plus importants à considérer, puisqu'ils donnent en quelque sorte la mesure de l'adaptation du Champignon à la vie symbiotique. Le rapport qu'ils expriment tend vers l'unité dans les cas où la symbiose est réalisée, vers zéro dans le cas contraire : on verra, par la lecture des tableaux, que la symbiose, ainsi exprimée numériquement, coïncide toujours avec la tubérisation et l'absence de symbiose avec l'absence d'organes pérennants.

A. — « Solanum tuberosum ».

Plantes issues de graines cultivées dans de la terre prélevée au pied de Douces-Amères infestées. Les échantillons de la première série d'expériences proviennent de graines achetées dans le commerce ; — ceux de la deuxième série appartiennent à la variété « Jaune de Norvège » ; — ceux de la troisième série proviennent de graines prises dans des fruits récoltés sur une même plante, de variété indéterminée.

SÉRIES D'EXPÉRIENCES.	Nos D'ORDRE DES PLANTES.	DURÉE de la CULTURE.	DESCRIPTION DES PLANTES.	RACINES EXAMINÉES.	RACINES INFESTÉES.	RACINES renfermant du mycélium vivant.	RAPPORT $\frac{v}{i}$.
1re série.	1	5 mois et 10 jours.	Une tige aérienne unique. *Nomb. stolons tubérisés* (pl. II, fig. 2).	266	80 (30,7 %)	70 (26,3 %)	$\frac{87}{100}$
	2	5 mois et 10 jours.	Une tige aérienne unique. *Nombreux stolons tubérisés* (Pl. I, fig. 3).	209	107 (51 %)	101 (48,3 %)	$\frac{94}{100}$
	3	5 mois et 10 jours.	4 tiges aériennes. Ni stolons *ni tubercules* (Pl. I, fig. 1).	868	9 (1,03 %)	0	0
2e série.	A	4 mois et 17 jours.	Une tige aérienne unique. *Plusieurs stolons tubérisés* (Pl. I, fig. 4).	680	34 (5 %)	34 (5 %)	$\frac{100}{100}$
	B	4 mois et 17 jours.	4 tiges aériennes; stolons souter. *non tubérisés* (Pl. II, fig. 1).	1 390	1 (0,07 %)	0	0
	C	4 mois et 17 jours.	3 tiges aériennes; stolons souter. *non tubérisés* (Pl. III, fig. 1).	3 080	19 (0,61 %)	6 (0,19 %)	$\frac{33}{100}$
	D	5 mois.	Nombreuses tiges aériennes ; ni stolons *ni tubercules* (Pl. I, fig. 2).	1 255	20 (1,5 %)	0	0
	F	5 mois.	Une haute tige aérienne ; trois autres très peu développées ; *nombreux stolons tubérisés* (Pl. III, fig. 2).	398	44 (11 %)	44 (11 %)	$\frac{100}{100}$
	α (1)	6 mois.	3 hautes tiges aériennes ; *stolons tubérisés.*	909	16 (1,7 %)	12 (1,3 %)	$\frac{75}{100}$
	η	6 mois.	3 hautes tiges aériennes ; nombreux stolons *non tubérisés.*	851	42 (4,9 %)	0	0
3e série.	I	5 mois.	Une tige aérienne unique ; 2 stolons *tubérisés.*	180	59 (32,8 %)	47 (26 %)	$\frac{79}{100}$
	II	5 mois.	6 tiges aériennes ; ni stolons *ni tubercules.*	604	108 (17,8 %)	30 (4,8 %)	$\frac{27}{100}$
	III	5 mois.	4 tiges aériennes ; ni stolons, *ni tubercules.*	227	36 (15 %)	12 (5 %)	$\frac{33}{100}$
	IV	5 mois.	Une tige aérienne unique ; *2 stolons tubérisés.*	155	31 (20 %)	28 (18 %)	$\frac{90}{100}$

(1) La plante α, bien que pourvue de quelques tubercules, se distinguait des autres plantes tubérisées par le développement exubérant de son appareil aérien ; elle représente donc un type intermédiaire entre les deux cas extrêmes caractéristiques. On remarquera que, chez cette plante à caractères mixtes, l'infestation est relativement restreinte, bien que le rapport $\frac{v}{i}$ reste élevé, comme il est de règle chez les plantes tubérisées.

B. — Orobes.

Plantes issues de graines, cultivées dans de la terre prélevée au pied d'*Orobus tuberosus* infestés.

NATURE DES PLANTES.	Nos D'ORDRE des échantillons.	DURÉE de la CULTURE.	RACINES EXAMINÉES.	RACINES INFESTÉES.	RACINES renfermant du mycélium vivant.	RAPPORT $\frac{v}{i}$.
Orobus tuberosus.	45	6 mois.	56	28 (50 %)	26 (46 %)	$\frac{92}{100}$
	21	9 mois	200	120 (60 %)	114 (57 %)	$\frac{95}{100}$
Orobus coccineus.	46	2 mois et 9 jours.	38	22 (57 %)	4 (9 %)	$\frac{18}{100}$
—	42	2 mois et 10 jours.	300	296 (98 %)	10 (3,3 %)	$\frac{3}{100}$
—	43	2 mois et 10 jours.	82	76 (93 %)	2 (2,4 %)	$\frac{2,6}{100}$
—	44	2 mois et 10 jours.	135	114 (84 %)	7 (5 %)	$\frac{6}{100}$
—	37	4 mois et 8 jours.	168	132 (78 %)	9 (5 %)	$\frac{6}{100}$
—	38	4 mois et 8 jours.	105	92 (87 %)	1 (0,9 %)	$\frac{1}{100}$

C. — Mercuriales.

Plantes récoltées dans des stations naturelles.

NATURE DES PLANTES.	Nos D'ORDRE des échantillons.	RACINES EXAMINÉES.	RACINES INFESTÉES.	RACINES renfermant du mycélium vivant.	RAPPORT $\frac{v}{i}$.
Mercurialis perennis.	8	244	24 (9,8 %)	24 (9,8 %)	$\frac{100}{100}$
—	39	86	62 (72 %)	62 (72 %)	$\frac{100}{100}$
Mercurialis annua.	33	526	79 (15 %)	4 (0,76 %)	$\frac{5}{100}$
—	35	355	147 (41 %)	16 (4,5 %)	$\frac{10}{100}$

II. — TECHNIQUES.

Préparation des milieux de culture. — Pour préparer le milieu nutritif destiné aux cultures aseptiques de plantes, il importe de ne pas stériliser en mélange les divers sels minéraux qui entrent dans sa composition. Cette pratique entraînerait la formation de précipités. Je me suis arrêté à la technique suivante, qui permet d'obtenir des gelées parfaitement limpides.

Préparer les quatre solutions suivantes ; les stériliser à l'autoclave.

Solution A :

Sulfate de magnésium	1 gramme.
Sulfate de sodium	1 —
Nitrate de potassium	1 —
Tartrate de potassium	1 —
Eau distillée	100 cent. cubes.

Solution B :

Phosphate bipotassique	1 gramme.
Eau distillée	50 cent. cubes.

Solution C :

Chlorure de calcium	1 gramme.
Eau distillée	50 cent. cubes.

Solution D :

Tartrate ferrico-potassique	$0^{gr},02$
Eau distillée	50 cent. cubes.

Dissoudre dans de l'eau distillée de la gélose préalablement lavée à l'eau courante pendant vingt-quatre heures (10 grammes de gélose p. 1 000 d'eau distillée) ; filtrer et répartir cette gélose dans de larges tubes de culture, à raison de 35 centimètres cubes par tube. Stériliser à l'autoclave.

Avant la prise en gelée, ajouter à chaque tube, au moyen de pipettes graduées stérilisées :

2 cent. cubes	de la	solution	A
1 cent. cube	—	—	B
1 —	—	—	C
1 —	—	—	D

On obtient ainsi une gélose nutritive ayant la composition mentionnée ci-dessus (§ 15).

Techniques histologiques. — Les racines et tubercules destinés aux examens histologiques ont été fixés dans le liquide suivant :

Eau distillée.	10	cent. cubes.
Acide nitrique.	5	—
Formol du commerce	5	—
Acide picrique à 1 p. 100 dans l'alcool à 95°..........	80	—

Pour la coloration des coupes, en outre des méthodes de double coloration employées par Noël Bernard [5], j'ai employé couramment la thionine phéniquée, qui donne de bonnes différenciations cytologiques des Champignons, malheureusement très fugaces.

La méthode suivante, empruntée à M. Legroux (1), donne une bonne coloration des membranes de l'endophyte :

Après dissolution de la paraffine, la lame est lavée à l'alcool méthylique, puis transportée face en dessus dans une boîte Laveran-Mesnil, et recouverte avec 1 centimètre cube du mélange colorant suivant :

Éosinate de bleu de méthylène..................	7 grammes.
Éosinate de bleu de toluidine	1gr,5
Bleu de toluidine..................................	0gr,5
Alcool méthylique à 99°,5	490 cent. cubes.

Après une minute, verser 4 centimètres cubes d'eau distillée neutralisée au rouge neutre ; retourner la lame après mélange ; au bout de dix à quinze minutes, laver à l'eau ordinaire, différencier avec une solution de tanin orange au quart dans l'eau distillée neutralisée. Déshydrater à l'alcool éthylique, passer au toluène, monter à l'huile de cèdre.

Ce travail a été fait à l'Institut Pasteur et, en partie, au laboratoire de Botanique du Muséum d'Histoire naturelle, dirigé par M. J. Costantin. J'adresse mes plus sincères remercîments à M. Costantin pour l'accueil que j'ai trouvé dans son laboratoire et pour les nombreux encouragements qu'il m'a donnés.

(1) Voir Legroux (R.) et Magrou (J.), *Ann. Institut Pasteur*, t. XXXIV, 1920.

Je dois à M. Pinoy, de l'Institut Pasteur, plusieurs suggestions fort utiles, dont je le remercie ; c'est sur son conseil notamment que j'ai choisi comme objet d'étude l'*Orobus tuberosus*.

M. Guignard a bien voulu s'intéresser à ces recherches et me fournir divers matériaux d'étude ; je lui en exprime toute ma reconnaissance.

Je remercie enfin les personnes qui ont bien voulu faciliter ma tâche en me procurant des graines ou autres échantillons nécessaires pour ces recherches.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BERNARD (NOËL), Études sur la tubérisation (*Revue gén. de Bot.*, XIV, 1902).
2. ID., Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux (*C. R. Acad. des Sc.*, CXXXV, 1902).
3. ID., Mécanismes physiques d'actions parasitaires (*Bull. Soc. linnéenne de Normandie*, 5e série, VI, 1902).
4. ID., Recherches expérimentales sur les Orchidées (*Revue gén. de Bot.*, XVI, 1904).
5. ID., L'évolution dans la symbiose (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, IX, 1909).
6. ID., Remarques sur l'immunité chez les plantes (*Bull. Institut Pasteur*, VII, 1909).
7. ID., L'origine de la Pomme de terre (*Bull. Soc. acad. d'Agriculture, Belles-Lettres, Sciences et Arts de Poitiers*, déc. 1909).
8. ID., Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, XIV, 1911, p. 223).
9. ID., Les mycorhizes des *Solanum* (*Ibid.*, p. 235).
10. Mme NOËL BERNARD et J. MAGROU, Sur les mycorhizes des Pommes de terre sauvages (*Ibid.*, p. 252).
11. BURGEFF, Die Wurzelpilze der Orchideen, Iéna, Fischer, 1909.
12. ID., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen, Iéna, Fischer, 1911.
13. COSTANTIN (J.), La vie des Orchidées, Paris, Flammarion, 1917.
14. COSTANTIN (J.) et DUFOUR (L.), Sur la biologie du *Goodyera repens* (*Revue gén. de Bot.*, XXXII, 1920).
15. DENIS (MARCEL), Sur quelques thalles d'*Aneura* dépourvus de chlorophylle (*C. R. Acad. des Sc.*, CLXVIII, 1919).
16. FABRE (J.-H.), Recherches sur les tubercules de l'*Himantoglossum hircinum* (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e série, V, 1855).
17. GALLAUD, Études sur les mycorhizes endotrophes (*Revue gén. de Bot.*, XVII, 1905).
18. JANSE, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises (*Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, XIV, 1897).
19. LAURENT (E.), Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de solutions organiques (*Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique*, t. XXVI, 1888).
20. LIVINGSTON (B. E.), On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green Algae (*Bot. Gaz.*, XXX, 1900).
21. ID., Further notes on the physiology of polymorphism in green Algae (*Bot. Gaz.*, XXXII, 1901).
22. ID., Chemical stimulation of a green Alga (*Bull Torr. Bot. Club*, XXXII, 1905).
23. MAGNUS (W.), Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus-avis* (*Jahrb. für wiss. Bot.*, XXXV, 1900).
24. MAGROU (J.), Sur un cas de blastomycose pulmonaire (*Montpellier médical*, XXXIX, 1916).

25. Magrou (J.), Les formes actinomycotiques du Staphylocoque (*Ann. Institut Pasteur*, XXXIII, 1919).
26. Masson (P.) et Regaud (Cl.), Sur l'existence de nombreux microbes vivant à l'état normal dans le tissu des follicules lymphoïdes de l'intestin chez le Lapin (*C. R. Soc. de Biol.*, LXXXI, 1918).
27. Id., Apparition et pullulation des microbes dans le tissu lymphoïde de l'appendice cæcal du Lapin (*C. R. Soc. de Biol.*, LXXXII, 1919).
28. Id., Sur la manière dont pénètrent les microbes de la cavité intestinale dans l'épithélium de revêtement des follicules lymphoïdes chez le Lapin (*Ibid.*).
29. Molliard (M.), Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Revue gén. de Bot.*, XIX, 1907).
30. Id., Recherches physiologiques sur les galles (*Revue gén. de Bot.*, XXV, 1913).
31. Id., Production expérimentale de tubercules aux dépens de la tige principale chez la Pomme de terre (*C. R. Acad. des Sciences*, CLXI, 1915).
32. Id., Production artificielle d'une galle (*C. R. Acad. des Sc.*, CLXV, 1917).
33. Id., Tubérisation aseptique de la Carotte et du Dahlia (*C. R. Soc. de Biol.*, LXXXIII, 1920).
34. Moreau (M. et Mme Fernand), Recherches sur les Lichens de la famille des Peltigéracées (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 10e série, I, 1919).
35. Moreau (Fernand), Les différents aspects de la symbiose lichénique chez le *Ricasolia herbacea* D. N. et le *Ricasolia amplissima* Leigt. (*C. R, Acad. des Sc.*, CLXX, 1920).
36. Pasteur, Chamberland et Roux, De l'atténuation des virus et de leur retour à la virulence (*C. R. Acad. des Sc.*, XCII, 1881).
37. Pinoy (E.), Sur la nécessité d'une association bactérienne pour le développement d'une Myxobactérie, *Chondromyces crocatus* (*C. R. Acad. des Sc.*, CLVII, 1913).
38. Rayner (M. Cheveley), Obligate Symbiosis in *Calluna vulgaris* (*Ann. of Bot.*, XXIX, 1915).
39. Id., Recent devlopments in the study of endotrophic mycorhiza (*New Phytologist*, XV, 1916).
40. Roubaud (E.), Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les Mouches tsetsés (*Ann. Institut Pasteur*, XXXIII, 1919).
41. Smith (Erwin), Mechanism of overgrowth in plants (*Proc. Amer. philos. Soc.*, LVI, 1917).
42. Wahrlich, Beiträge zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze (*Bot. Zeitung*, XLIV, 1886).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHES I A III

Solanum tuberosum.

Plantules cultivées en sol infesté.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Plantule de cinq mois et demi, affranchie de la symbiose, non tubérisée. Grandeur naturelle.

Fig. 2. — Plantule de cinq mois, affranchie de la symbiose, non tubérisée. Grandeur naturelle.

Fig. 3. — Plantule de cinq mois et demi, soumise à la symbiose, tubérisée. Grandeur naturelle.

Fig. 4. — Plantule de quatre mois et demi, soumise à la symbiose, tubérisée. Grandeur naturelle.

PLANCHE II.

Fig. 1. — Plantule de quatre mois et demi, affranchie de la symbiose, non tubérisée. Légèrement réduit.

Fig. 2. — Plantule de cinq mois et demi, soumise à la symbiose, tubérisée Grandeur naturelle.

PLANCHE III.

Fig. 1. — Plantule de quatre mois et demi, affranchie de la symbiose, non tubérisée. Réduit aux 2/3 de la grandeur naturelle.

Fig. 2. — Plantule de cinq mois, soumise à la symbiose, tubérisée. Réduit de 1/2.

PLANCHE IV

Orobus tuberosus.

Fig. 1 et 2. — Plantules de neuf mois (fig. 1) et de sept mois et demi (fig. 2), cultivées aseptiquement en gélose. Les deux plantules sont abondamment ramifiées dès leur base et n'ont pas de tubercules. (On voit, à la partie inférieure de la tige, les cotylédons, encore inclus dans le tégument de la graine.) Légèrement réduit.

Fig. 3. — Plantule de neuf mois, cultivée en tube, dans de la terre infestée. La plantule n'a que deux tiges aériennes nées de l'aisselle des cotylédons ; le tubercule basilaire est masqué par la terre. Légèrement réduit.

Fig. 4. — Plantule de huit mois, cultivée en tube, dans de la terre stérilisée. Légèrement réduit.

PLANCHE V

Orobus tuberosus.

Fig. 1 et 2. — Plantules cultivées en terre infestée, montrant le développement du tubercule basilaire. Légèrement réduit.

Fig. 3. — Coupe transversale dans le tubercule basilaire d'une plantule de huit mois, cultivée en terre infestée. On voit les quatre faisceaux libéro-ligneux disposés en croix et le parenchyme amylifère (les amas de grains d'amidon, colorés par l'iode, apparaissent en noir). A la partie supérieure de la figure se trouve un bourgeon avorté. Gr. = 43.

PLANCHE VI

Solanum tuberosum.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une racine chez une jeune plantule de Pomme de terre, montrant la pénétration du Champignon; *ap*, assise pilifère; *p*, poils absorbants; *as*, assise subéreuse. On voit dans l'assise pilifère un filament mycélien vésiculeux, avec disques adhésifs d_1, d_2, d_3, d_4, aux stades successifs de leur pénétration; *m*, peloton mycélien dans l'assise moyenne de l'écorce; *n*, noyau cellulaire.

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans une racine de Pomme de terre, montrant un stade précoce de l'infestation: *m*, mycélium pelotonné; *n*, noyaux cellulaires; *n'*, noyaux du Champignon.

Fig. 3. — Un arbuscule dans une cellule corticale d'une racine de Pomme de terre, coupée longitudinalement.

Fig. 4. — Coupe longitudinale dans une racine de Pomme de terre, montrant le début de la dégénérescence du Champignon : *s*, sporangioles se formant aux dépens des rameaux d'un arbuscule; *s''*, sporangioles plus développés.

Fig. 5. — Deux cellules infestées dans une racine de Pomme de terre. On voit en *c*, dans la cellule inférieure, des corps de dégénérescence volumineux, résultant de la destruction d'un arbuscule par phagocytose. Mais les gros troncs mycéliens restés indemnes ont envahi la cellule supérieure, où ils ont produit un arbuscule (*a*); *n*, noyau cellulaire; *n'* noyaux du Champignon.

Fig. 6. — Deux pelotons mycéliens phagocytés en totalité, chez une Pomme de terre douée d'immunité précoce. Remarquer l'absence de sporangioles.

La Pomme de terre dont une racine est figurée en 6 a évolué sans produire de tubercules, les racines figurées en 2, 3, 4 et 5 appartiennent à des plantes précocement et abondamment tubérisées. Il s'agit dans tous les cas de plantes issues de graines.

(Gr. = 640 pour toutes les figures.)

PLANCHE VII

Fig. 1 et 2. — *Orobus tuberosus.*

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une racine, chez une plantule de cinq mois cultivée en terre infestée, montrant le mycélium intercellulaire et les arbuscules. Gr. = 434.

Fig. 2. — Coupe longitudinale dans une racine chez une plantule récoltée à la fin de l'hiver : *k*, mycélium enkysté; *m*, mycélium à paroi mince; *a*, arbuscules. Gr. = 600.

Fig. 3 et 4. — *Orobus coccineus.*

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une racine chez une plantule de soixante-dix jours cultivée au contact de l'endophyte de l'*Orobus tuberosus.* Le Champi-

gnon est détruit en totalité et réduit à l'état de corps de dégénérescence rétractés et surcolorables. Gr. = 434.

Fig. 4. — Coupe longitudinale d'une racine chez une plantule de quatre mois cultivée dans les mêmes conditions. On voit, à côté des corps de dégénérescence, des fragments de mycélium dégénéré (*m*). Gr. = 434.

PLANCHE VIII

Fig. 1 à 3. — *Mercurialis perennis*.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une racine, montrant le pelotonnement et l'enkystement du mycélium : *k*, filaments enkystés ; *m*, filament à paroi mince ; *n*, noyaux du Champignon. Gr. = 600.

Fig. 2. — Une vésicule enkystée, multinucléée et bourgeonnante, dans une racine coupée longitudinalement : *v*, vésicule ; *c*, corps de dégénérescence ; *n*, noyau cellulaire. Gr. = 600.

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une racine, montrant la résistance des hyphes principales à la phagocytose : *c*, corps de dégénérescence résultant de la digestion des arbuscules ; *m*, mycélium vivant. Gr. = 600.

Fig. 4. — *Mercurialis annua*.

Coupe longitudinale dans une racine, montrant la destruction totale du Champignon : *c*, corps de dégénérescence résultant de la digestion des arbuscules ; *m*, fragment de mycélium dégénéré. Gr. = 600.

PLANCHE IX

Mucor Solani.

Fig. 1. — Arbuscule développé dans une culture sur gélose.

Fig. 2 à 6. — Racines de plantules de Pomme de terre inoculées avec le *Mucor Solani*.

Fig. 2. — Phase de pénétration du Champignon : *v*, vésicule découpée en digitations dirigées vers la racine. Gr. = 534.

Fig. 3. — Phase de pénétration (*suite*) : *p*, assise pilifère ; *s*, assise subéreuse ; *d*, disques adhésifs, dont l'un dirige des bourgeons cunéiformes vers l'assise subéreuse. Gr. = 600.

Fig. 4. — Coupe longitudinale d'une racine, montrant un peloton mycélien intracellulaire, *p*. Gr. = 534.

Fig. 5. — Coupe longitudinale d'une racine ; *p*, peloton mycélien ; *a*, arbuscule ; *m*, mycélium vésiculeux. Gr. = 534.

Fig. 6. — Une vésicule intracellulaire. Gr. = 600.

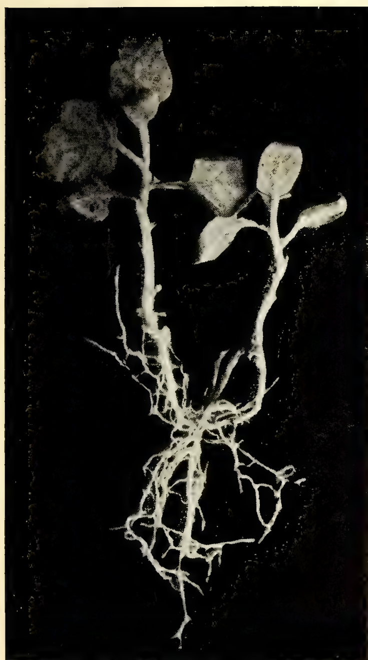


Fig. 1



Fig. 2.

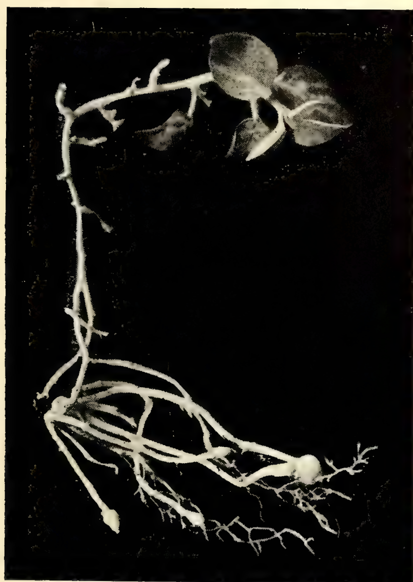


Fig. 3.



Fig. 4.

Jeantet, phot.

Solanum tuberosum.



Fig. 1.



Fig. 2.

Jeantet, phot.

Solanum tuberosum.

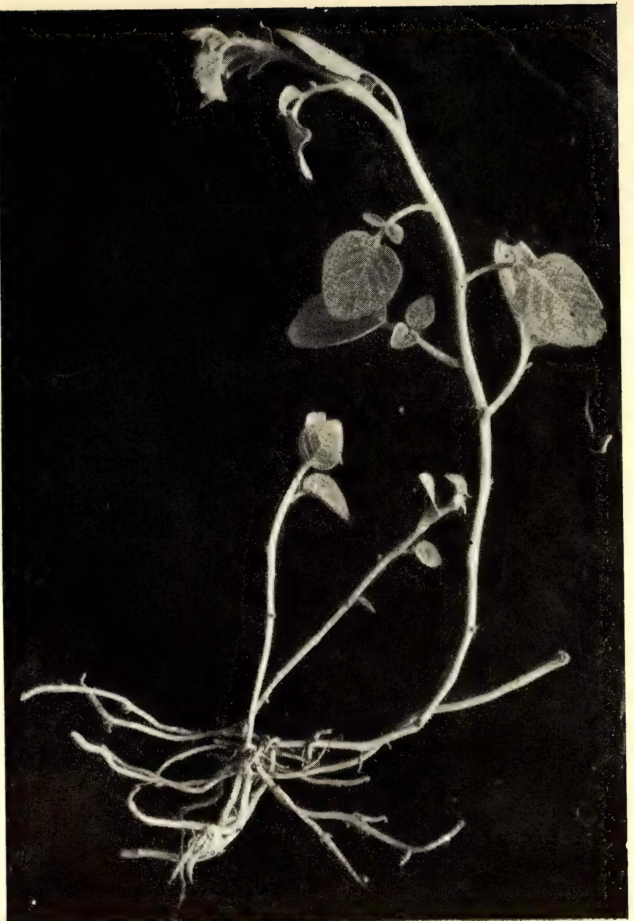


Fig. 1.

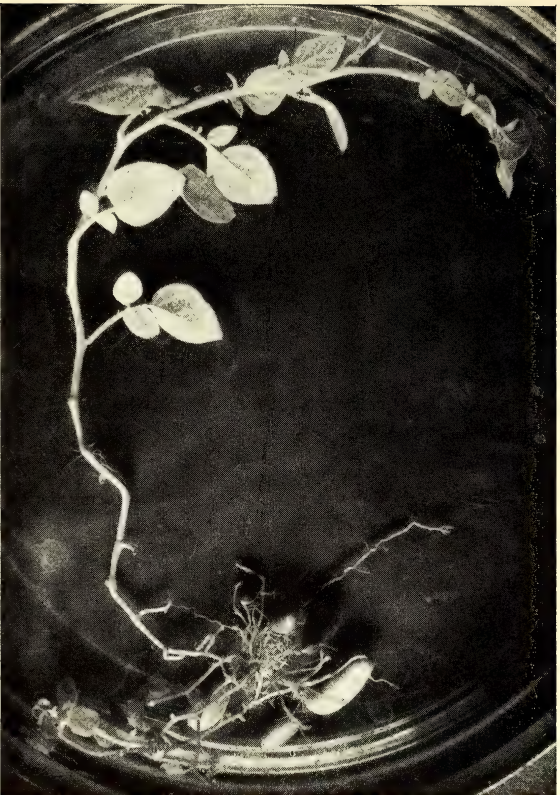


Fig. 2.

Solanum tuberosum.

Jeantet, phot.

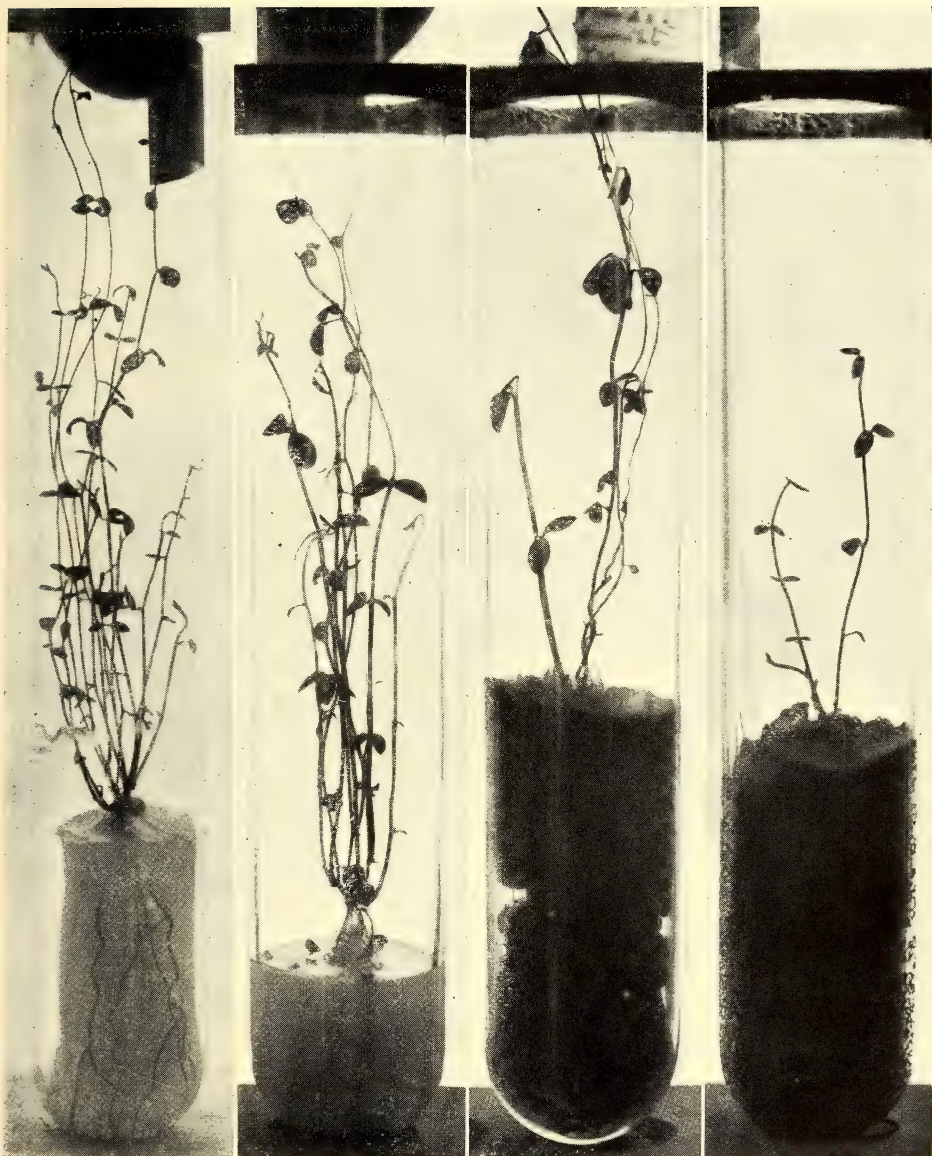


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Jeantet, phot.

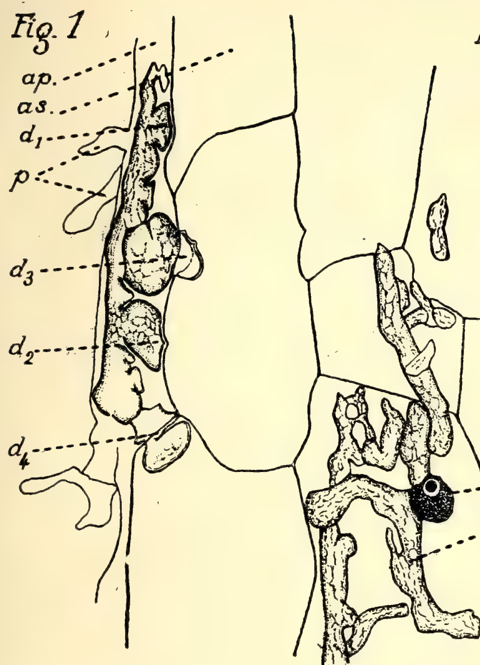
Orobus tuberosus

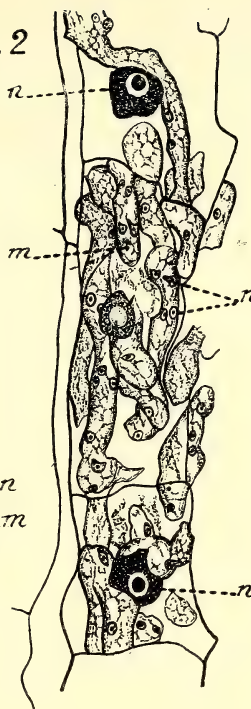


Fig. 1.
Jeantet, phot.

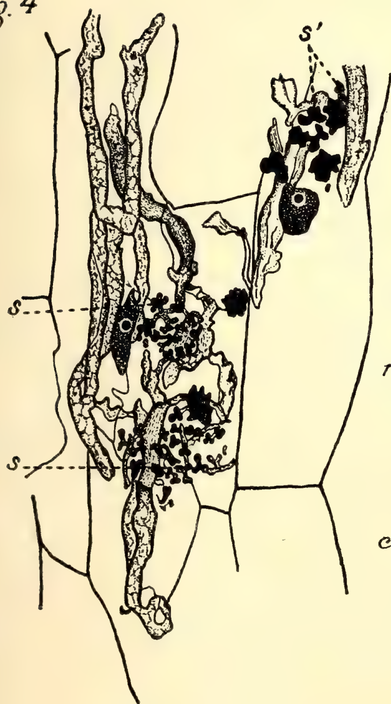
Fig. 2.

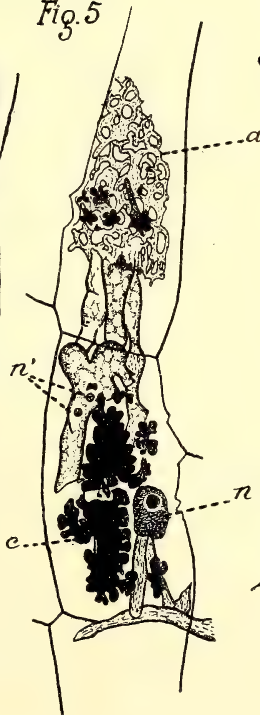
Fig. 3.
Orobus tuberosus.







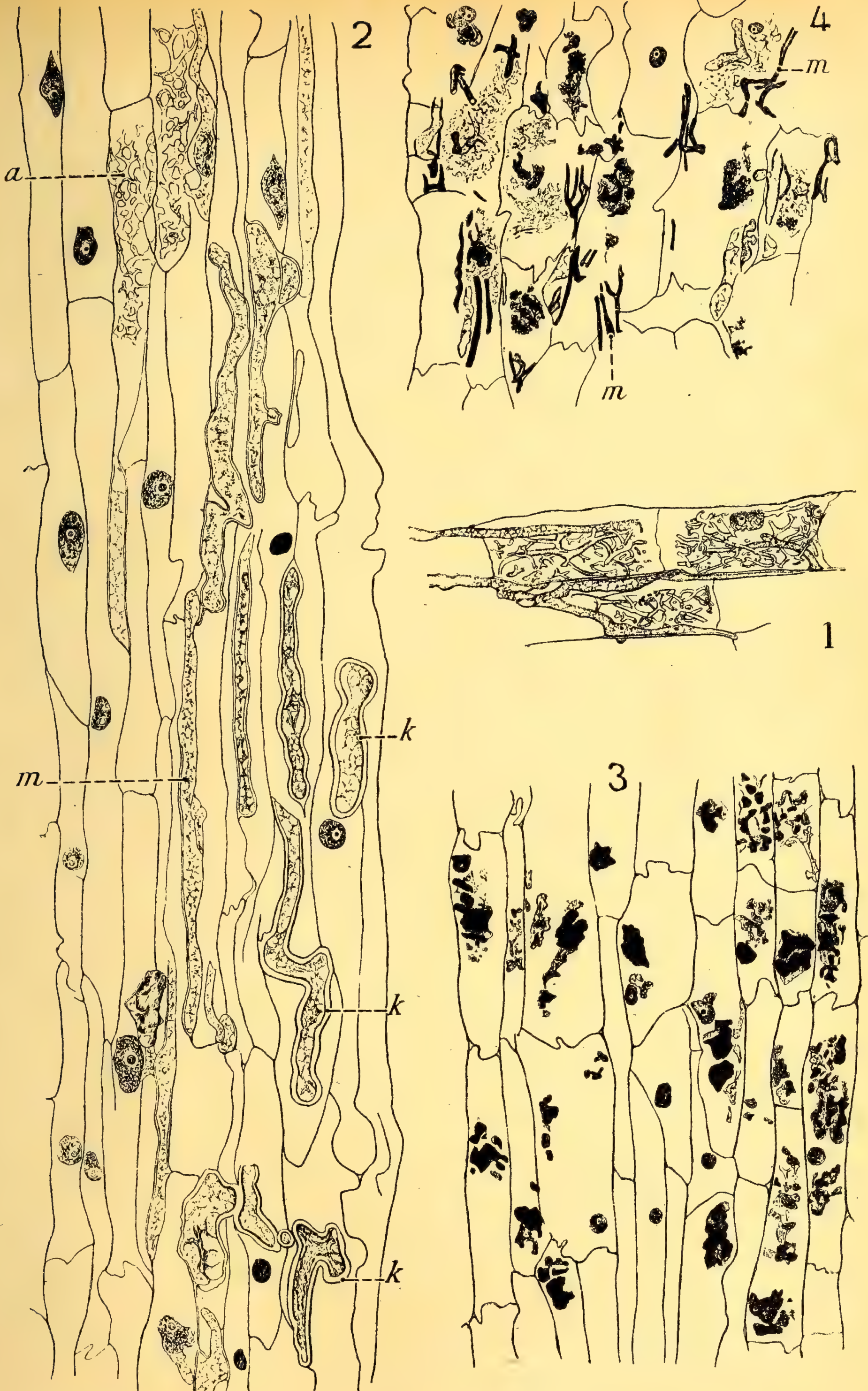




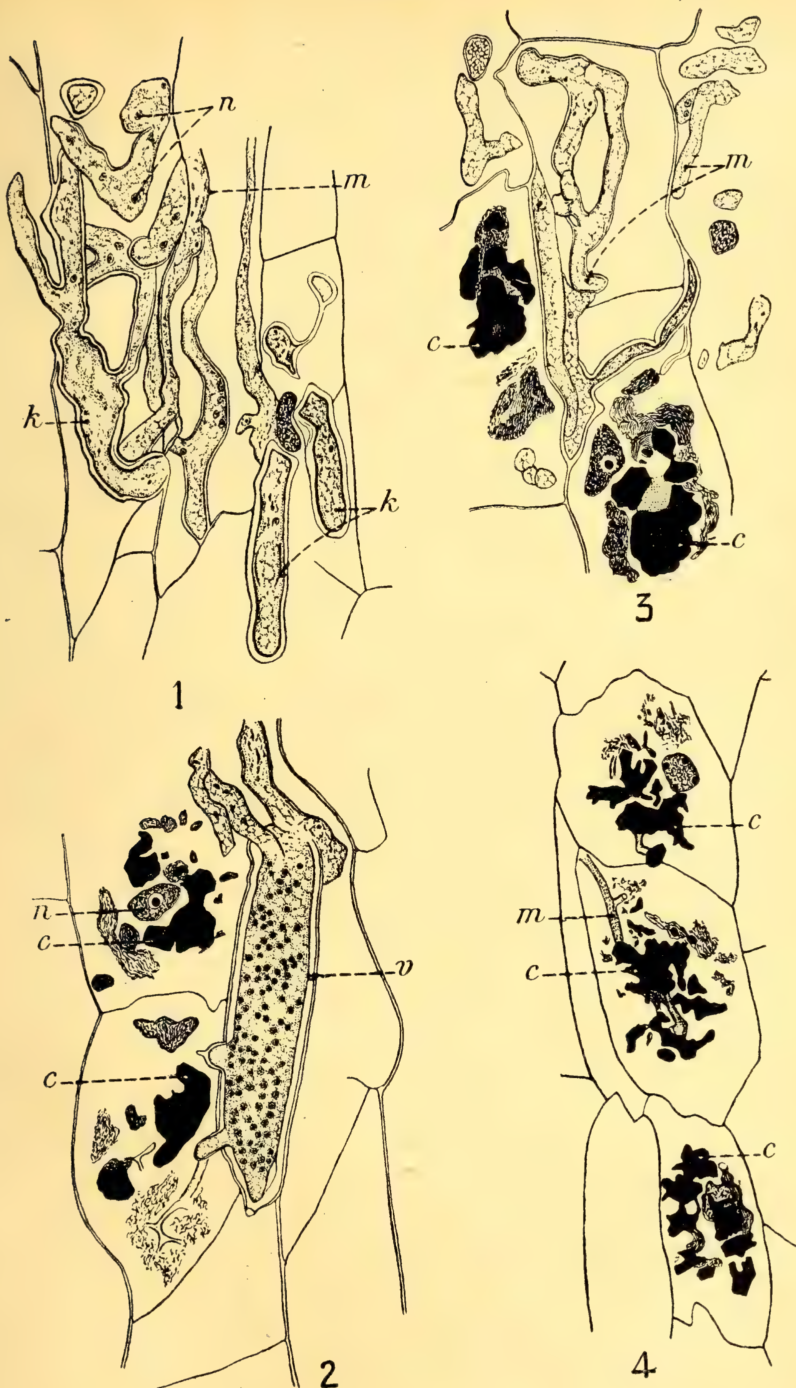


J. Magrou, del.

Solanum tuberosum.

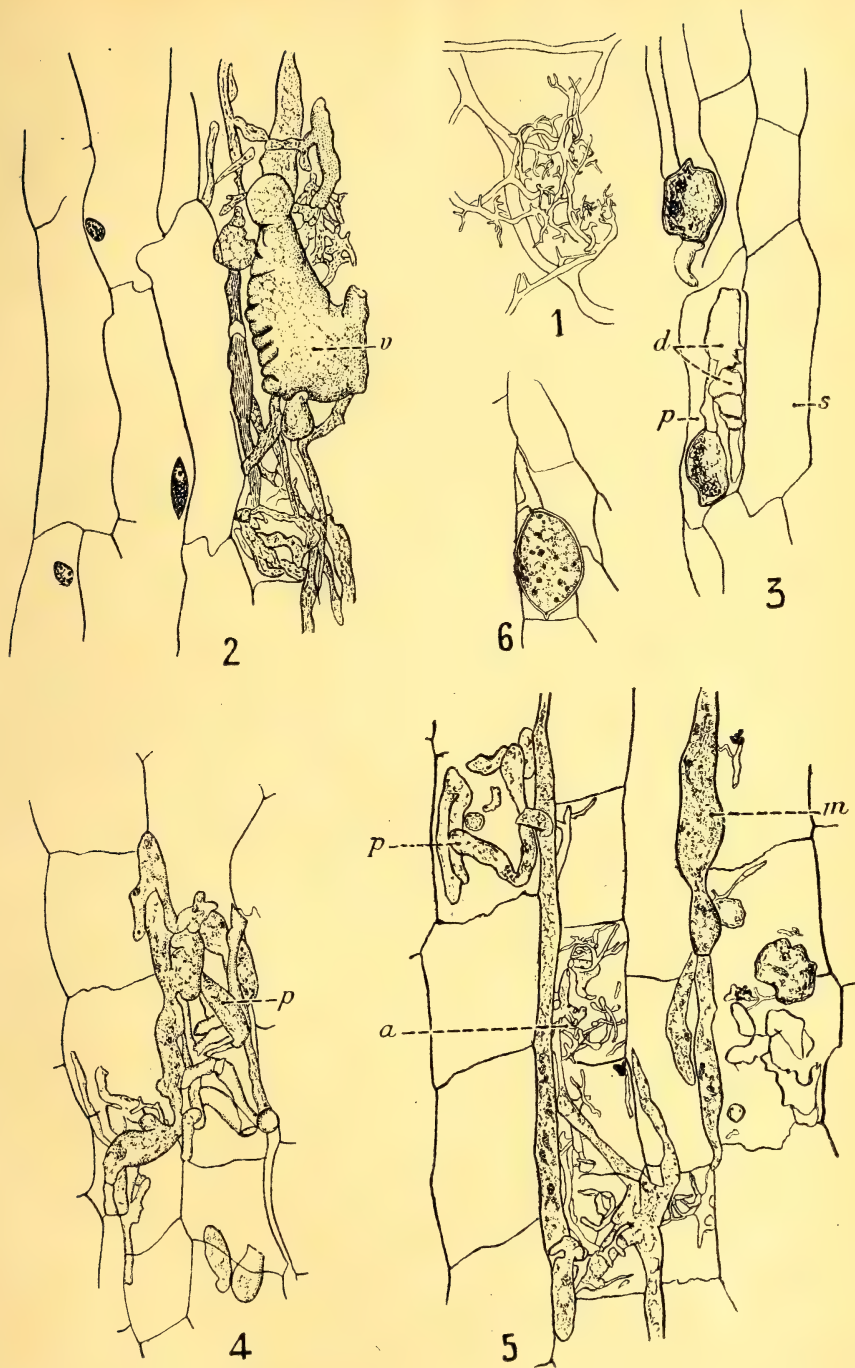


Orobus tuberosus (1, 2).
Orobus coccineus (3, 4).



J. Magrou, del.

Mercurialis perennis (1 à 3).
Mercurialis annua (4).



J. Magrou, del.

Mucor Solani.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE V

Mécanisme physique de la tubérisation.

CHAPITRE VI

Essais de culture des Champignons endophytes.

CHAPITRE VII

Symbiose et évolution.

APPENDICE

MASSON ET C[ie], ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VI[e] ARR.

Traité d'Embryologie

des Vertébrés

A. BRACHET
Professeur à l'Université de Bruxelles,
Correspondant de l'Institut.

Il a semblé au professeur Brachet que l'Ontogenèse des Vertébrés étant, à l'heure actuelle, une science avancée où nombre de faits et d'idées peuvent être considérés comme définitivement acquis, la publication de cet important traité comblerait une lacune et serait utile à ceux qu'intéressent les questions de Morphogenèse.

La partie générale est consacrée aux premières phases de l'évolution ontogénétique des Vertébrés et à l'établissement des grandes lois fondamentales dont elles sont la conséquence.

Dans la partie spéciale, les chapitres qui ont un intérêt proprement embryologique sont exposés avec ampleur.

De très nombreuses figures illustrent ce livre. A la fin de chaque chapitre, l'auteur a placé un index bibliographique des ouvrages les plus spécialement utilisés et les plus récents. Le lecteur y trouvera un exposé historique des questions traitées.

1 vol. de 602 pages avec 567 figures............ **60 fr.** *net*

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

3547-21. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

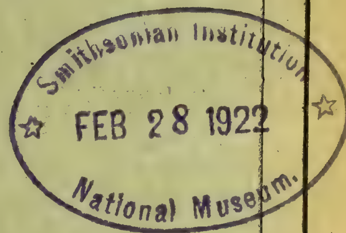
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME III. — Nos 5-6



PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1921

Ce fascicule a été publié en décembre 1921.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 1 volume gr. in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Bouvier.

L'abonnement est fait pour 1 volume grand in-8, avec planches et figures dans le texte.

Ce volume paraît en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

France : 40 francs. — Union postale : 40 francs.

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Épuisée.)*
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	(*Rare.*)
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	450 fr.
(*Les années 1844 et 1853 sont épuisées.*)		
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
(*Les années 1854 et 1863 sont épuisées, partie Botanique.*)		
Cinquième Série (1864-1874).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Sixième Série (1875-1884).	Chaque partie, 20 vol.	275 fr.
Septième Série (1885-1894).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Huitième Série (1895-1904).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Neuvième Série (1905-1915).	Chaque partie, 20 vol.	350 fr.
Dixième Série (1916-1920).	Tomes I et II.	40 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879-1891). Ne se vend qu'en collection... 440 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

Abonnement annuel :

Paris et Départements... 50 fr. — Étranger.............. 60 fr.

Le Fascicule : 15 fr.

RECHERCHES

SUR LES

LICHENS DE LA FAMILLE DES STICTACÉES

Par M. Fernand MOREAU

INTRODUCTION

Dans un mémoire antérieur (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919), nous avons exposé les résultats des recherches que nous avons faites, en collaboration avec Mme Moreau, sur les Lichens de la famille des Peltigéracées. Le travail que nous présentons ici, relatif aux Lichens de la famille des Stictacées, est la suite naturelle du précédent, non pas tant parce que les Stictacées reçoivent dans la classification actuelle des Lichens une place voisine de celle des Peltigéracées que parce que les mêmes questions qui s'étaient posées à nous dans l'étude des Peltigéracées se sont à nouveau imposées à notre attention. En particulier trois problèmes : l'étude du développement des apothécies, la comparaison de la structure des éléments des Lichens et de celle des Champignons et des Algues autonomes, les phénomènes de biomorphogénèse, vont à nouveau faire l'objet essentiel de ce travail.

Nous avons reconnu, chez les Peltigéracées, l'*absence de fécondation à l'origine des apothécies*, la *présence d'ascogones multinucléés que ne fécondent ni anthéridies ni spermaties*, l'*existence d'une dikaryophase étendue* qui débute dans les hyphes ascogènes *sans copulation préalable* et qui se termine dans les asques par *une karyogamie qui reste la seule fusion de noyaux que présente le développement.* A ce type, nouveau

pour les Lichens, nous comparerons celui offert par les Stictacées ; nous avons le regret de ne pouvoir apporter dès maintenant une étude aussi complète du développement de leurs apothécies que celle que nous avons fournie pour les Peltigéracées ; toutefois les premiers développements de l'ascogone des Stictacées nous sont bien connus, et nous indiquerons tout l'intérêt de leur étude en disant que cet ascogone est du type de ceux auxquels les auteurs ont attribué une fécondation par des spermaties par l'intermédiaire de trichogynes.

Nous avons étudié chez les Peltigéracées la structure des hyphes et des gonidies avec le souci de la comparer à celle des Champignons et des Algues autonomes. L'intérêt de cette comparaison est évident depuis longtemps, puisque c'est sur elle qu'est fondée la théorie schwend enérienne de la nature double des Lichens, et on peut croire que le soin que nous avons pris de la faire à nouveau était superflu. Qu'on se détrompe ! Des recherches récentes d'Elfving (1913), minutieuses, conduites d'après les procédés de la technique moderne, sont venues rendre à l'actualité une vieille querelle : il ne s'agit rien moins que de remettre en honneur l'opinion ancienne qui faisait des gonidies des organes produits par les hyphes. Nos observations sur les Stictacées confirment les conclusions de nos recherches sur les Peltigéracées : conformément à la théorie de Schwendener (1868) et de Bornet (1873), *les hyphes des Lichens ne diffèrent par rien d'essentiel dans leur structure cytologique de ceux des Champignons ; quant aux gonidies, elles offrent, soit avec les Chlorophycées, soit avec les Cyanophycées, une complète identité de structure.*

Qu'on ne croie pas cependant la question tranchée ! Cette organisation commune ne désarmera pas les partisans fidèles de l'autonomie des Lichens ; ainsi que l'a écrit Bornet (1873, p. 51), « démontrer l'identité des gonidies et des Algues est le premier point, mais il n'est pas décisif ». Aussi Bornet s'est-il attaché à rechercher quels sont les rapports de continuité ou de contiguïté des hyphes et des gonidies ; il conclut que ces rapports sont tels que l'exige la théorie du dualisme des Lichens, les hyphes enserrant les gonidies, ou les pénétrant,

comme feraient les filaments d'un parasite vis-à-vis d'une cellule parasitée. L'argument nouveau que nous avons fait valoir procède de celui de Bornet : nous avons montré que les rapports entre les hyphes et les gonidies des Lichens sont de l'ordre de ceux qui se contractent quand un être vivant réagit à l'action d'un parasite par des phénomènes de biomorphogénèse. Nous avons jeté en même temps un jour nouveau sur la nature des rapports qui s'établissent entre les hyphes et les gonidies des Lichens et sur la nature même de la symbiose lichénique : *la partie la plus apparente des Lichens constitue une biomorphose, un Lichen est un Champignon atteint d'une maladie dont l'agent infectieux est une Algue*, tels étaient les résultats de notre étude de la biomorphogénèse des Peltigéracées. Pour appuyer sur des faits nouveaux cette conception de la symbiose lichénique, nous avons recherché chez les Stictacées des phénomènes de biomorphogénèse comparables à ceux que nous avaient fournis les Peltigéracées. Nos espérances ont été dépassées ; nous pensons que, si des doutes ont pu rester dans l'esprit du lecteur de notre premier mémoire sur le caractère pathologique du thalle aérien des Lichens, ils seront dissipés par l'étude des cas de biomorphogénèse que nous ont offerts les Stictacées.

Le présent mémoire comprendra un exposé de la structure du thalle de diverses espèces de Stictacées (chap. I), l'étude du développement de leurs appareils reproducteurs (chap. II), enfin celle des phénomènes de biomorphogénèse que ces Lichens présentent (chap. III). Un résumé en réunira les résultats essentiels et marquera à la fois le terme des recherches actuelles et un point de départ pour les recherches futures.

La majeure partie de ce travail a été faite, comme notre étude sur les Peltigéracées, avec les moyens de recherche mis à notre disposition par M. Dangeard dans son service de la Faculté des Sciences de Paris ; nous le prions de recevoir nos plus vifs remercîments. Appelé à la Faculté des Sciences de Nancy, nous avons retardé l'achèvement définitif de ce mémoire pour nous livrer à de nouvelles recherches sur les matériaux nouveaux qui allaient nous être offerts par la flore

lichénique lorraine ; cette partie de notre travail, qui nous a permis de compléter quelques points de détail et de vérifier une fois de plus les principaux résultats déjà obtenus, a été faite dans le laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Nancy.

CHAPITRE PREMIER

APPAREIL VÉGÉTATIF

Les Stictacées (1) sont des Lichens de grande taille, communs surtout sur les arbres des régions montagneuses.

(1) Nous indiquons ci-après la liste des espèces étudiées plus loin, avec leur origine :

1. *Stictina silvatica* Nylander. — Chemin de la Source des Vachères, à Châtel-Guyon (Puy-de-Dôme).
2. *Stictina Dufourei* Nylander. — Forêt de Savigny (Normandie), nº 221 de l'*Exsiccata* de Malbranche.
3. *Stictina fuliginosa* Nylander. — Cascade du Saut-du-Loup, au Mont-Dore (Puy-de-Dôme) ; Chaunac, près Tulle (Corrèze).

3 *bis*. *Id.*, formes à isidies très développées ou foliolées. — Gimel et chemin de Gimel à Saint-Priest (Corrèze) ; le Saint-Mont, près Remiremont (Vosges).

4. *Stictina limbata* Nylander. — Saint-Étienne-de-Mer-Morte (Loire-Inférieure) ; Gimel (Corrèze) ; Bois de Boulogne, près Dax (Landes).
5. *Stictina crocata* Acharius. — Taïti, Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
6. *Stictina intricata* Nylander. — Antioquia in Nova Granata (Amérique du Sud), Collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.
7. *Sticta aurata* Acharius. — Origine inconnue, trouvé sur bois transporté à Saint-Étienne-de-Mer-Morte (Loire-Inférieure).
8. *Lobarina scrobiculata* Nylander. — Bois du Capucin, au Mont-Dore (Puy-de-Dôme) ; Gimel et chemin de Gimel à Saint-Priest (Corrèze) ; le Saint-Mont, près Remiremont (Vosges).
9. *Lobaria pulmonacea* Nylander. — Bois du Capucin, au Mont-Dore (Puy-de-Dôme) ; Chaunac, près Tulle (Corrèze) ; Bois de Boulogne, près Dax (Landes) ; le Saint-Mont, près Remiremont (Vosges).

9 *bis*. *Id.*, forme papilleuse. — Chaunac, près Tulle (Corrèze) ; Bois de Boulogne, près Dax (Landes).

9 *ter*. *Id.*, parasité par le *Celidium Stictarum* (de Notaris) Tulasne. — Chaunac, près Tulle (Corrèze).

10. *Ricasolia herbacea* de Notaris. — Saint-Étienne-de-Mer-Morte (Loire-Inférieure) ; Bois de Boulogne, près Dax (Landes).
11. *Ricasolia amplissima* Leighton. — Plateau de Charlannes, à La Bourboule (Puy-de-Dôme) ; Chaunac, près Tulle (Corrèze) ; le Saint-Mont, près Remiremont (Vosges).

Il nous est agréable de remercier ici les personnes qui ont bien voulu nous procurer des échantillons ou faciliter nos récoltes : M. Pelé, instituteur à Saint-Étienne-de-Mer-Morte (Loire-Inférieure), pour l'envoi renouvelé d'échantillons de *Ricasolia herbacea*, de *Stictina limbata* et de *Sticta aurata* ; M. F. Camus, qui nous a communiqué des échantillons de *Stictina intricata* et de *Stictina*

Ce sont des Lichens foliacés, ressemblant assez à des Peltigéracées ; leur thalle est, comme celui de ces derniers, fixé par places au substratum; mais chez beaucoup d'entre eux la face inférieure montre des taches claires, auxquelles la famille doit son nom (στικτα, tache) et dont nous parlerons plus loin sous les noms de cyphelles et de pseudocyphelles. De plus, leurs apothécies sont, au contraire de celles des Peltigéracées, saillantes à la face supérieure du thalle ; elles ont la forme d'une coupe, d'un disque pédicellé et ressemblent aux fructifications des Discomyètes. Les gonidies des Stictacées se laissent rattacher aux Chlorophycées ou aux Cyanophycées. La présence ou l'absence de taches à la face inférieure, la nature des gonidies, ainsi que le caractère saillant ou non saillant des spermogonies permettent de classer les Stictacées en un certain nombre de groupes auxquels on donne le plus souvent la valeur de groupements génériques :

		GONIDIES CHLOROPHYCÉES.	GONIDIES CYANOPHYCÉES.
Thalle sans cyphelles ni pseudo-cyphelles.	Spermogonies non saillantes.	*Lobaria.*	*Lobarina.*
	Spermogonies saillantes.	*Ricasolia.*	
Thalle pourvu de cyphelles ou de pseudocyphelles.		*Sticta.*	*Stictina.*

Il nous suffira d'avoir rappelé ces notions sur la morphologie du thalle des Stictacées pour pouvoir aborder l'étude de ses caractères histologiques et cytologiques.

On décrit dans le thalle des Stictacées une stratification en quatre couches : une couche supérieure ou *cortex supérieur* ;

crocata des collections du Muséum d'Histoire Naturelle, espèces que ne possède pas la flore française ; M. Rémy Perrier, professeur à la Faculté des Sciences de Paris, qui nous a fait connaître la belle localité à Stictacées de ses propriétés de Chaunac, près Tulle (Corrèze).

une couche sous-jacente, formée d'hyphes et de gonidies, ou *couche gonidiale* ; sous cette dernière, une *médulle* ; enfin une couche inférieure, ou *cortex inférieur*, qui repose sur le substratum, dans lequel elle envoie des filaments mycéliens. Cette organisation, qui rappelle, en raison de l'existence d'une double couche corticale, celle des *Nephromium* que nous avons précédemment étudiée (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919), se retrouve chez toutes les Stictacées. Le thalle offre toutefois chez beaucoup d'entre elles des variations qui affectent particulièrement la face supérieure et la face inférieure. La première présente souvent des côtes que séparent des fosses ou scrobicules; par places plus ou moins limitées, elle se recouvre de formations pulvérulentes ou sorédies; elle s'orne de papilles ou isidies et de folioles ; dans une espèce (*Ricasolia amplissima*), les accidents de la surface revêtent des dimensions inusitées ; ils constituent des arbuscules atteignant 1 à 2 centimètres de hauteur ou davantage et dont la nature a mis à l'épreuve la sagacité des lichénologues. La face inférieure offre des poils isolés ou réunis en pinceaux, parfois des crampons massifs ; on peut y voir de petits tubercules ou céphalodies ; enfin, elle montre dans beaucoup d'espèces des taches claires, cyphelles ou pseudocyphelles.

Ces diverses formations, bien connues tant qu'on reste dans les limites d'un examen macroscopique, ont été moins étudiées au point de vue histologique et surtout cytologique. En particulier sous le nom de papilles se rangent des productions d'origines différentes ; nous n'avons pas rencontré d'exposé détaillé de la structure des isidies, des cyphelles, des pseudocyphelles ; nous ne possédons pas de dessins à grande échelle montrant la structure du thalle des diverses espèces de Stictacées. Aussi avons-nous entrepris l'étude fine du thalle des Stictacées avec le souci de rechercher quelle est l'expression histologique des caractères visibles macroscopiquement et de séparer les espèces étudiées, déjà isolées par l'examen à l'œil nu, par les caractères microscopiques de chacune d'elles. Pour faciliter notre exposé et éviter des redites, nous trouvons commode de réunir autour d'un petit nombre de types les espèces présentant une même structure ;

quelques-uns des groupes ainsi constitués n'auront peut-être que la valeur de groupes artificiels ; d'autres, nous aurons à rechercher lesquels, constitueront des groupements naturels que nous définirons par un ensemble étendu de caractères.

Nous distinguerons ainsi les types suivants :

1° *Stictina silvatica;*

2° *Stictina crocata;*

3° *Stictina intricata;*

4° *Sticta aurata;*

5° *Lobarina scrobiculata;*

6° *Lobaria pulmonacea;*

7° *Ricasolia herbacea.*

Premier type : *Stictina silvatica.*

Le thalle du *Stictina silvatica* (fig. 1) constitue une lame mince dont les différentes parties possèdent les caractères suivants :

Le cortex supérieur est composé de quelques couches de cellules seulement (1) ; la plus superficielle comprend des cellules isodiamétriques ou un peu aplaties dont la paroi externe est un peu épaissie en un épithalle lisse ; au-dessous

(1) Pour soulager les descriptions qui vont suivre, nous indiquons dans le tableau ci-dessous les dimensions de divers éléments du thalle des Stictacées :

	ÉPAISSEUR TOTALE.	CORTEX SUPÉRIEUR.	COUCHE GONIDIALE.	GONIDIES.	MÉDULLE.
	μ	μ	μ	μ	μ
Stictina silvatica....	130-250	20-25	20-60	4,5-6 × 3	50-140
Stictina Dufourei...	100-230	15-20	20-60	4-5 × 3	50-150
Stictina fuliginosa..	130-240	20-25	20-40 (-90)	4-6 × 3-4	60-150
Stictina limbata....	180-200	20-30	30-60	5-7 × 3-5	70-100
Stictina crocata	180-250	20-40	20-40	5-6 × 3-4	60-150
Stictina intricata...	170-210	20-40	20-30	5 × 3-4	60-120
Sticta aurata......	160-200	25-30	20-30	3-4	90-130
Lobarina scrobiculata	200-230	30-50	50-90	9 × 3-5	100-180
Lobaria pulmonacea.	170-340	30-40	30-60	3-9	100-200
Ricasolia herbacea..	200-280	30-40	25-50	3-7 (-9)	100-250
Ricasolia amplissima	480-700	50-100	50-100	3-6 (-10)	350-550

d'elle viennent quelques couches de cellules anguleuses plus grandes que les précédentes ; l'ensemble constitue un plectenchyme aux parois minces, un paraplectenchyme typique. La face inférieure de ce plectenchyme est sensiblement parallèle à sa face externe. Le protoplasme (1) des cellules du cortex supérieur, ni très pauvre, ni très riche, forme des trabécules rayonnant autour d'un noyau unique dont la position est centrale ou latérale. Les noyaux du cortex supérieur sont assez grands ; ils se montrent pourvus d'une membrane nucléaire, d'un nucléole et d'éléments chromatiques plongés dans le nucléoplasme.

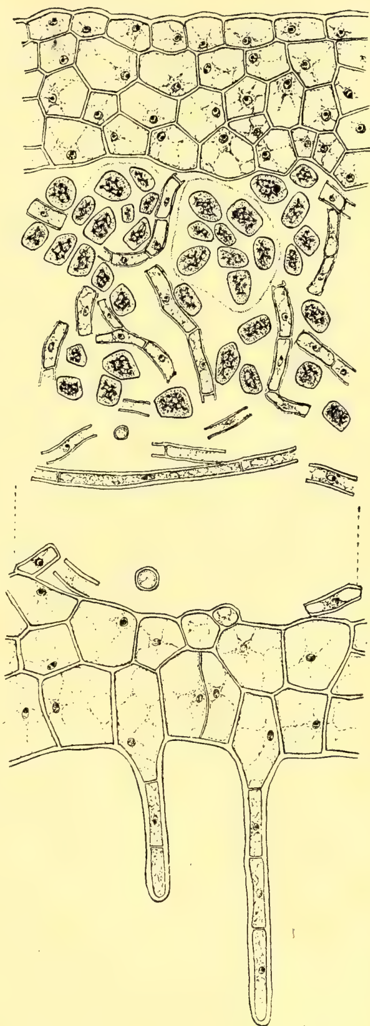


Fig. 1. — *Stictina silvatica.* — Thalle Gross. : 600.

Au-dessous vient la couche gonidiale. Les hyphes y forment des filaments assez gros, cloisonnés, ramifiés, aux cellules uninucléées et qui, circulant parmi les gonidies, relient le cortex à la médulle.

Les gonidies forment un massif dense, surtout à la partie supérieure de la couche gonidiale ; elles deviennent graduellement moins nombreuses dans sa région inférieure. Ce sont des gonimies, c'est-à-dire des cellules d'un bleu verdâtre présentant les caractères de cellules d'Algues Cyanophycées. Fünfstück (1907, p. 14) les désigne sous le nom de *Polycoccus*

(1) La technique cytologique employée dans cette étude des Stictacées comporte en général une fixation par un fixateur à base de formol et d'acide picrique et une coloration à l'hématoxyline ferrique.

punctiformis ; Bornet (1873), Zahlbruckner (1907) les attribuent au genre *Nostoc.* Ces désignations, comme celles des Algues des Lichens dues à tous les auteurs un peu anciens, sont justiciables des observations que nous avons présentées à l'occasion de la détermination des gonidies des Peltigéracées (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 81-86). Il nous suffira de dire que nous rapportons celles du *Stictina silvatica* à la famille des Nostocacées. Ce sont des cellules oblongues, de 4, 5 à 6 μ de longueur sur 3 μ de largeur ; elles comprennent un protoplasme périphérique, qui ne nous a pas montré de granulations, et présentent au centre un chromidium pourvu de granulations de petite taille. Dans les préparations où les gonimies sont très décolorées, elles ne laissent plus voir leur chromidium ni les granules qui l'accompagnent, mais un grain unique, assez gros, entouré d'une auréole claire. Les granules du chromidium répondent sans doute aux corpuscules métachromatiques, le grain unique des gonimies très décolorées, au corps nucléoliforme des Cyanophycées autonomes. De tels aspects se sont fréquemment offerts à nous chez les gonimies des Peltigéracées (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 85).

Les dernières gonimies de la partie inférieure de la couche gonidiale nous conduisent à la médulle. Sous ce nom se place une formation de filaments qui circulent plus ou moins parallèlement à la surface du thalle, parallèlement les uns aux autres ou lâchement enchevêtrés. Ce sont des hyphes assez gros, aux parois plus épaisses que ceux de la couche gonidiale, cloisonnés, aux cellules plus larges que celles de la couche précédente ; leur protoplasme renferme un noyau par cellule ; les plus gros d'entre eux cheminent, rectilignes, sur de grandes longueurs et renferment un contenu souvent plus chromatique que ceux dont le calibre est plus petit.

Le cortex inférieur du *Stictina silvatica* est un paraplectenchyme, comme le cortex supérieur. Il est formé par deux ou trois couches de cellules de grande taille, aux parois minces. Ces cellules renferment un protoplasme assez pauvre, formant de fins trabécules, et un noyau central ou latéral ; ce dernier est lui-même pourvu d'une membrane nucléaire

entourant un nucléoplasme où se montrent des granulations chromatiques et un nucléole assez gros, placé sur le côté du noyau. Assez souvent, on voit au travers des grandes cellules du cortex une paroi fine, perpendiculaire à la surface du thalle; elle témoigne de l'allongement intercalaire de ce dernier. Le cortex inférieur se met en relation avec la médulle par

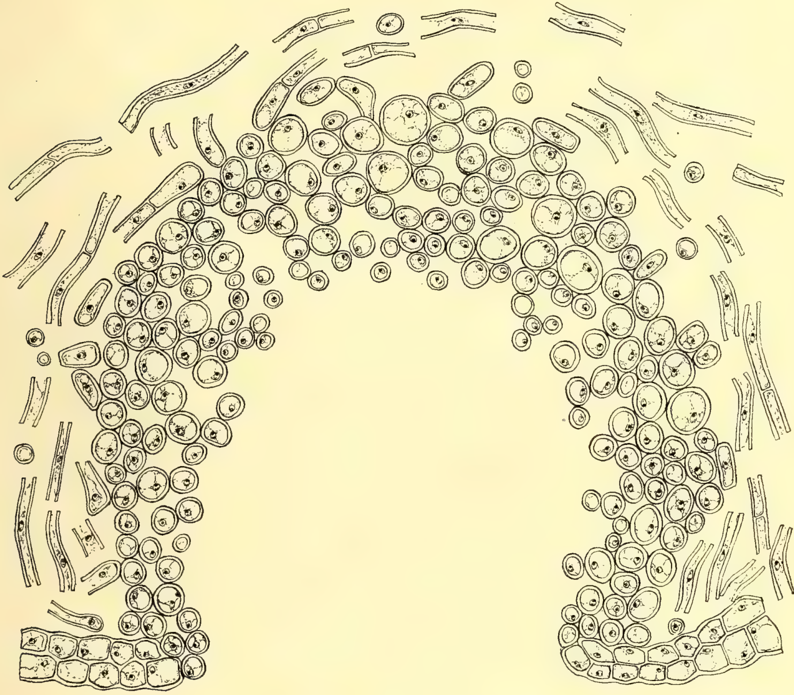


Fig. 2. — *Stictina silvatica* — Cyphelle. Gross. : 800.

quelques cellules encore plectenchymateuses, mais de petite taille. La face inférieure présente des poils, sous la forme d'éléments allongés, non ramifiés, cloisonnés, à paroi latérale assez épaisse, à cloisons transversales minces. Les poils sont ordinairement isolés, mais parfois, nés de cellules contiguës, ils se réunissent et forment de petits pinceaux de quatre éléments ou davantage. Leur protoplasme est réticulé, et chacune de leurs cellules renferme un noyau central.

C'est ici le moment de décrire les formations spéciales connues sous le nom de *cyphelles* (fig. 2). A l'œil nu, on voit

à la face inférieure du thalle du *Stictina silvatica* de petites taches blanches, nombreuses, au contour bien délimité : ce sont des cyphelles. A ces taches correspondent des dépressions de la face inférieure du thalle, de forme urcéolée, parfois allongée. Les parois de la cyphelle ne sont pas constituées par un plectenchyme semblable à celui qui forme les régions planes du cortex inférieur ; les bords et le fond de l'excavation qui constitue la cyphelle sont recouverts de cellules petites, arrondies, presque dissociées. A la marge de la cyphelle, elles font rapidement place aux cellules polyédriques ordinaires du cortex. Le protoplasme des cellules arrondies d'une cyphelle n'est pas très abondant, surtout dans les cellules les plus éloignées de la médulle ; elles sont toutes uninucléées.

Le thalle du *Stictina silvatica* est donc constitué essentiellement par un cortex supérieur paraplectenchymateux recouvert d'un épithalle, une couche gonidiale à gonimies et une médulle sans caractères spéciaux, un cortex inférieur paraplectenchymateux, pourvu de poils généralement isolés et présentant des cyphelles que revêtent des cellules arrondies. Au point de vue cytologique, les cellules incolores sont uninucléées ; les gonimies ont une structure de Cyanophycées.

A ce type de thalle, nous rattacherons des Stictacées très voisines du *Stictina silvatica* : ce sont le *Stictina fuliginosa* (Pl. I, fig. 1), le *Stictina Dufourei* et, à quelque distance de ces dernières, le *Stictina limbata*.

Tous sont des Lichens au thalle peu épais ; tous ont en commun la présence d'un cortex supérieur paraplectenchymateux, auquel la paroi externe un peu épaissie des cellules superficielles constitue un épithalle ; chez tous, la couche gonidiale renferme des gonidies Nostocacées ; la médulle y est peu épaisse ; le cortex inférieur est paraplectenchymateux et porte des poils isolés, unisériés ; enfin leur face inférieure possède des cyphelles semblables à celle que nous venons de décrire. De plus, la face supérieure de la plupart d'entre eux supporte des productions connues sous le nom d'isidies. Décrivons-les chez le *Stictina fuliginosa*, où elles sont abondamment répandues.

Le thalle du *Stictina fuliginosa* porte sur sa face supérieure des granulations fuligineuses très nombreuses qui valent à ce Lichen son nom spécifique ; chacune est une *isidie* (fig. 3, et Pl. I, fig. 1).

Elles offrent le plus souvent la structure suivante. A un grossissement moyen, une isidie se présente comme une excrois-



Fig. 3. — *Stictina fuliginosa* — Isidie. Gross. : 666.

sance du thalle à laquelle prennent part le cortex et la couche gonidiale. Sa forme est variable ; simple mamelon lorsqu'elle est jeune, elle peut se ramifier et prendre des contours compliqués. Elle est limitée par un cortex qui prolonge directement le cortex ordinaire ; celui-ci conserve ses caractères sur les flancs de l'isidie, mais il se réduit à une couche unique de cellules au sommet des mamelons isidiaux. Le centre des isidies est occupé par un tissu mixte d'hyphes et de gonidies reposant largement à la base de l'isidie sur la couche gonidiale du thalle. Sous le cortex, ce tissu mixte a exactement les mêmes caractères que la couche gonidiale ordinaire

dans sa région voisine du cortex supérieur. Au centre des ramifications isidiales, les gonimies deviennent moins nombreuses qu'à la périphérie ; les hyphes eux-mêmes changent de caractère : ce sont des hyphes lâches, aux cellules courtes, renflées. Toutes les cellules fongiques de l'isidie, cellules corticales et cellules des hyphes intergonidiaux, sont uninucléées; les gonidies de l'isidie ont un chromidium aux caractères ordinaires des gonimies du thalle.

Tels sont les caractères généraux des isidies, ceux qui sont le plus fréquemment réalisés dans ces formations. Mais, à côté des isidies ayant la structure que nous venons de décrire, il n'est pas très rare de trouver des productions qui se laissent rattacher aux précédentes, bien qu'à première vue elles s'en distinguent parfois beaucoup.

C'est ainsi qu'assez souvent certains échantillons de *Stictina fuliginosa* présentent à leur face supérieure, parmi des isidies du type précédent, des isidies plus grandes, plus longues, et d'autres, dilatées à leur sommet en forme de spatule, assez développée parfois pour mériter le nom de foliole et constituer une lame étendue comparable au thalle lui-même. Ces folioles se présentent sous forme de lames de la couleur du thalle, larges de plusieurs millimètres, atténuées en un pédicule étroit, long d'un millimètre ou plus, qui les rattache au thalle.

La structure des *folioles isidiales*, — tel est le nom qui convient à ces productions, — est, dans leur région foliacée, essentiellement celle du thalle : c'est une structure dorsi-ventrale, que caractérise la présence de deux cortex, d'une couche gonidiale, d'une médulle. Le cortex inférieur peut présenter des cyphelles comme celui du thalle ordinaire ; sous la couche gonidiale on peut trouver des ascogones, ébauches d'apothécies, dans la même position qu'ils occupent, ainsi que nous le verrons, dans le thalle ordinaire.

Parfois, l'isidie du *Stictina fuliginosa* se dresse au-dessus du thalle qui la produit et, sans se développer en une lame étendue, elle se ramifie à quelque hauteur au-dessus du thalle, affectant la forme d'un petit arbre, au tronc dressé et simple, portant vers le haut des branches ramifiées.

La structure de ces formations est intéressante à observer. Le tronc comprend un cortex, suite du cortex supérieur du thalle, qui en fait tout le tour ; en dedans, ce cortex est tapissé par une couche gonidiale ; le centre est occupé par des hyphes médullaires en large communication avec ceux de la médulle. Les mêmes parties, semblablement disposées, se retrouvent dans la plupart des rameaux. C'est là une structure radiée. Le *Stictina fuliginosa* se montre donc capable de perdre la symétrie dorsi-ventrale et la structure des Lichens foliacés pour acquérir la symétrie radiale des Lichens fruticuleux. Il se comporte à ce point de vue comme les Lichens stratifiés-radiés, comme les *Cladonia*, chez lesquels des écailles à structure dorsi-ventrale précèdent des podétions à symétrie axiale. Toutefois, chez la plupart des *Cladonia*, la forme foliacée, qui constitue le thalle primaire, est réduite et fugace, alors qu'ici elle est prépondérante ; mais on sait aussi que, chez d'autres *Cladonia*, le thalle primaire est étendu et durable, les appareils dressés peu développés. C'est le cas offert par nos *Stictina fuliginosa* aux isidies arbusculeuses.

La structure dorsi-ventrale, perdue chez le *Stictina fuliginosa* dans les troncs et la plupart des rameaux des isidies dendroïdes que nous venons de décrire, peut être à nouveau réalisée dans certaines de leurs ramifications, où les gonidies cessent de se distribuer suivant un manchon autour des hyphes médullaires et se disposent en une couche qui s'étend d'un seul côté des hyphes médullaires, tapissant le cortex sous la face supérieure du rameau.

L'apparition de formations à symétrie dorsi-ventrale au sommet des rameaux de structure radiée n'est pas sans rappeler les phénomènes de fasciation ou la formation de cladodes des végétaux supérieurs.

On soupçonne le rôle que peuvent jouer la lumière ou le géotropisme dans la détermination de la structure dorsi-ventrale. La plasticité des isidies, capables de former de simples mamelons, des productions aplaties, des folioles à structure dorsi-ventrale évidente, des mamelons obscurément ramifiés, des productions dendroïdes à symétrie axiale, aux rameaux parfois aplatis, méritera d'être mise à profit dans

la recherche expérimentale des facteurs de la morphogenèse des Lichens.

Des productions semblables aux isidies du *Stictina fuliginosa*, moins nombreuses chez le *Stictina Dufourei*, moins nombreuses encore chez le *Stictina silvatica*, présentent chez tous les mêmes caractères essentiels. En particulier, nous avons pu trouver chez le *Stictina silvatica* des isidies aplaties, offrant une face supérieure et une face inférieure.

Nous connaissons maintenant les caractères généraux des Stictacées qui se groupent autour du *Stictina silvatica*. Recherchons quels sont leurs caractères différentiels.

Le *Stictina fuliginosa* ne diffère pas sensiblement du *Stictina silvatica* dans la structure de ses diverses parties. Harmand (1909, p. 721) lui attribue une couche gonidiale « à hyphes en plectenchyme » ; cette structure n'a pas été observée dans nos échantillons ; les gonidies s'y sont montrées moins nombreuses dans la région inférieure que sous le cortex, et groupées souvent en paquets, disposition surtout visible vers le bas ; ces gonidies, rapportées par Fünfstück (1907, p. 9) à des *Chroococcus*, ressemblent à celles du *Stictina silvatica*. Le cortex inférieur du *Stictina fuliginosa* est plus abondamment pourvu de poils que dans le *Stictina silvatica* ; le cortex supérieur est recouvert en grande partie et obscurci par des isidies ; ces formations sont ici très nombreuses et sont parfois très développées.

Au point de vue du développement des isidies, le *Stictina Dufourei* est intermédiaire entre le *Stictina fuliginosa* et le *Stictina silvatica*; les isidies, sans être aussi abondantes que chez la première espèce, y sont plus nombreuses que chez le *Stictina silvatica*. La structure générale de son thalle est celle des espèces précédentes; notons toutefois que le cortex supérieur n'a généralement que deux couches, rarement trois couches de cellules, et que les gonidies y sont groupées en paquets dans l'intervalle desquels le cortex est au contact de la médulle.

Du *Stictina fuliginosa* au *Stictina silvatica* par l'intermédiaire du *Stictina Dufourei*, nous parcourons une série d'espèces où les isidies sont de moins en moins nombreuses ; le dernier

terme de la série serait représenté par le *Stictina silvatica* var. *peruviana*, une forme de Quito qui, d'après Delise (1822), ne différerait du type que par l'absence totale de granulations isidiennes.

Tel est également le cas du *Stictina limbata,* que nous rattachons au type de structure offert par le *Stictina silvatica.*

Les gonidies du *Stictina limbata*, que Bornet (1873) rapporte au genre *Nostoc*, nous ont offert toute la série des éléments figurés que nous avaient présentés les gonimies des Peltigéracées et qu'on a l'habitude de rencontrer chez les Cyanophycées autonomes. Ce sont des cellules oblongues, de 5 à 7 μ sur 3 à 5 μ ; elles montrent un protoplasme périphérique qui paraît homogène, sauf la présence de grains faiblement colorables par l'hématoxyline et disposés souvent en un cercle : ce sont des grains de cyanophycine. Le centre de la cellule est occupé par un chromidium formé d'un réticulum chromatique avec grains chromatiques sensiblement de même taille, répondant aux corpuscules métachromatiques, et un autre plus gros, le corps nucléoliforme. C'est, on le voit, exactement la structure réalisée chez les Cyanophycées qui vivent hors de l'état de symbiose (Guilliermond, 1906).

La structure du thalle du *Stictina limbata* (Pl. I, fig. 2) est celle des Stictacées précédemment étudiées. Ajoutons à la différence que crée avec elles l'absence d'isidies la présence de très nombreuses sorédies, le plus souvent marginales.

Grâce à la similitude des traits les plus importants de la structure du thalle des Stictacées que nous venons d'étudier, nous pouvons les réunir en un ensemble où les *Stictina silvatica*, *Dufourei*, *fuliginosa* se placeront tout près les uns des autres, le *Stictina limbata* à quelque distance des précédents. Ces constatations confirment les rapprochements déjà faits par les lichénographes : c'est ainsi que Harmand (1909, p. 720) réunit ces quatre espèces dans le groupe des *Cyphellatæ* du genre *Stictina* ; le même auteur dit encore (p. 723) en parlant des *Stictina silvatica* et *Stictina fuliginosa* : « Il n'est pas rare de rencontrer des échantillons douteux qu'on hésite à joindre à l'une ou l'autre espèce ; il est possible que la deuxième ne soit qu'une variété de la première. » De même,

le *Stictina Dufourei* a été considéré comme une variété du *Stictina silvatica* (Le Jolis. Catal., p. 31, cité d'après Harmand, 1909, p. 723). Nous pouvons donc considérer les *Stictina fuliginosa*, *Dufourei*, *silvatica*, *limbata* comme constituant un groupe naturel dont l'homogénéité nous est attestée tant par l'étude macroscopique que par l'étude fine de leurs tissus.

Deuxième type : *Stictina crocata.*

Cette Stictacée, pourvue de gonidies Nostocacées comme les précédentes, s'en éloigne par la structure de son cortex inférieur et par la présence de pseudocyphelles (Pl. I, fig. 3).

Le cortex supérieur, plus épais que chez les Stictacées du type *silvatica*, est constitué par un plectenchyme aux parois épaissies, donc par un prosoplectenchyme. Les cellules superficielles sont aplaties et, grâce à un épaississement important de leurs parois, leurs cavités sont presque totalement oblitérées. Il se fait ainsi à la surface du cortex une couche assez épaisse, qu'on peut considérer comme un épithalle, mais qui n'a pas, au point de vue de son origine, la même valeur que l'épithalle des espèces précédentes. Sous ces couches aux parois notablement épaissies, le cortex du *Stictina crocata* en présente d'autres où l'épaississement est moins considérable, mais reste suffisant pour que la cavité de ses cellules présente des angles arrondis. Les cellules les plus profondes du cortex sont plus grandes que les autres.

La couche gonidiale est discontinue ; elle renferme des gonimies, que Zahlbruckner (1907) rapporte au genre *Nostoc*.

La médulle offre deux sortes d'éléments : des hyphes aux cellules allongées, souvent d'assez grand diamètre, et, parmi eux, des cellules assez grandes, isodiamétriques, que les coupes montrent le plus souvent isolées, ou en courtes chaînes.

Le cortex inférieur est un paraplectenchyme pourvu de poils unisériés ; il répond aux cortex paraplectenchymateux déjà étudiés ; cependant les parois de ses cellules sont un peu épaissies, ce qui marque une tendance vers un prosoplec-

tenchyme ; de plus, le cortex inférieur présente des *pseudocyphelles* (fig. 4, et Pl. I, fig. 3).

A l'œil nu, une pseudocyphelle se distingue assez difficilement d'une vraie cyphelle : c'est une tache claire de la face inférieure du thalle ; elle n'est généralement pas aussi nettement circonscrite qu'une cyphelle, et elle ne répond jamais à une dépression aussi profonde que cette dernière ; parfois même, elle est portée par une légère éminence de la face inférieure.

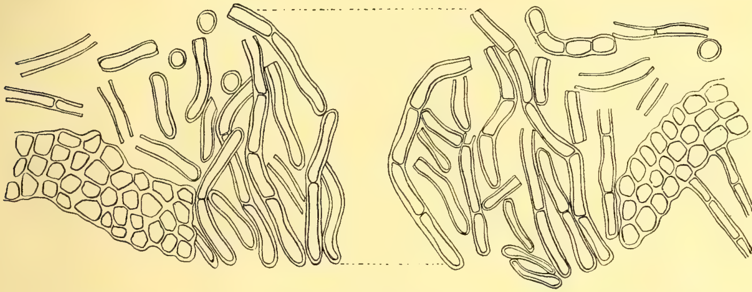


Fig. 4. — *Stictina crocata*. — Pseudocyphelle. Gross. : 666.

Le thalle conserve jusqu'aux bords de la pseudocyphelle ses caractères ordinaires ; puis, brusquement, le parenchyme cortical inférieur s'interrompt, mettant les filaments médullaires directement à nu. Ces filaments ne changent guère de caractères ; toutefois ils cessent de cheminer parallèlement à la surface et se dirigent vers la fenêtre ouverte dans le cortex inférieur. Ils ne la franchissent pas, s'arrêtant assez nettement au niveau de la surface de ce cortex.

Par ces caractères, prosoplectenchyme de la face supérieure, pseudocyphelles de la face inférieure, le *Stictina crocata* doit être éloigné des *Stictina* étudiés ci-dessus.

Troisième type : *Stictina intricata*.

Dans cette espèce, le cortex supérieur est un prosoplectenchyme qui rappelle celui du *Stictina crocata* ; les cellules profondes arrondissent les angles de leur cavité en épaississant leurs parois ; vers la surface, elles s'aplatissent, tandis qu'un

épaississement plus considérable de leur paroi tend à l'oblitération de leur lumière.

Le cortex inférieur lui aussi est prosoplectenchymateux ; mais, en même temps que ses cellules épaississent leurs parois, elles s'arrondissent, laissant entre elles des méats qui se sont montrés remplis d'une substance amorphe dans les échantillons conservés en herbier que nous avons étudiés. Ce cortex porte de rares poils semblables à ceux des espèces ci-dessus. Il est interrompu par des pseudocyphelles identiques à celles du *Stictina crocata.*

Les gonidies du *Stictina intricata* se rapportent à des Cyanophycées.

Le caractère prosoplectenchymateux des deux cortex écarte cette Stictacée de celles déjà étudiées.

Quatrième type : *Stictina aurata.*

Les deux cortex du *Stictina aurata* sont aussi prosoplectenchymateux : le cortex supérieur possède dans sa partie supérieure des cellules à cavité arrondie, aux parois épaisses, et dans sa moitié ou dans son tiers inférieurs des cellules plus petites, aux parois moins épaisses, rondes ou un peu anguleuses ; le cortex inférieur ressemble au cortex supérieur, autant que l'état de nos échantillons nous a permis d'en juger ; il porte des poils rares, isolés, du type unisérié, et présente des pseudocyphelles.

Cette Stictacée se rapproche de la précédente par le caractère prosoplectenchymateux de ses deux cortex et la présence de pseudocyphelles ; elle s'en éloigne par la structure fine de ses prosoplectenchymes et aussi par la nature de l'Algue de la couche gonidiale : ici, c'est une algue Chlorophycée.

Cinquième type : *Lobarina scrobiculata.*

Avec le *Lobarina scrobiculata* (Pl. I, fig. 6), nous abordons une série de Lichens dont le thalle, souvent très développé, généralement épais, s'oppose à l'ensemble des précédents par

l'absence de cyphelles et de pseudocyphelles ; ces caractères sont communs aux *Lobarina scrobiculata*, *Lobaria pulmonacea*, *Ricasolia herbacea* et *Ricasolia amplissima*, qui vont nous occuper maintenant.

Le nom de *scrobiculata* rappelle la présence, à la face supérieure du thalle, de scrobicules, excavations de grande taille, larges fosses plus ou moins polygonales, que séparent des côtes ; celles-ci correspondent à une plus grande épaisseur de la médulle.

Le cortex supérieur du *Lobarina scrobiculata* (fig. 5) est un prosoplectenchyme aux parois assez épaisses pour que toutes ses cellules, même les plus profondes, aient une cavité arrondie. Les cellules superficielles, comprenant jusqu'aux deux tiers supérieurs de la formation, sont des cellules mortes ; elles peuvent rester accolées les unes aux autres, formant au thalle un revêtement continu ; le plus souvent, elles se détachent en paquets constituant des lambeaux dont les débris sont la proie des bactéries ; leur ensemble vaut à la surface du *Lobarina scrobiculata* un aspect mat particulier. Les cellules profondes du cortex restées vivantes ont un protoplasme pauvre et un noyau unique.

La couche gonidiale, mince, renferme des gonimies groupées par paquets, que Bornet (1873) rapporte à un *Nostoc*. Elles forment des cellules plus ou moins arrondies, plus ou moins anguleuses ou piriformes, plongées par petits groupes dans une enveloppe mucilagineuse commune. Leur longueur atteint 9 μ, leur largeur est de 3 à 5 μ. On y trouve une couche périphérique de protoplasma et un corps central ; la première offre fréquemment de petites vacuoles ; le corps central présente un réticulum aisément décolorable et des grains de taille variable ; le bleu polychrome teint ces derniers en rouge vif : ce sont des corpuscules métachromatiques.

Le cortex inférieur, moins épais que le cortex supérieur, est comme lui un prosoplectenchyme, mais un prosoplectenchyme d'un type différent : les cellules arrondies, à parois épaisses, laissent souvent entre elles des méats. On y trouve deux couches de cellules vivantes renfermant chacune un protoplasme non très pauvre et un noyau. Les cellules superficielles

constituent une ou deux couches de cellules mortes, plus ou moins détachées. Les cellules restées vivantes peuvent donner naissance à des poils cloisonnés, isolés ; ce n'est que rarement que ces poils se groupent pour former des sortes de pinceaux aux cellules allongées, pourvues d'un noyau médian.

SIXIÈME TYPE : *Lobaria pulmonacea.*

Le *Lobaria pulmonacea* (fig. 6, et Pl. I, fig. 5) offre, à l'examen macroscopique, un certain nombre de caractères communs avec l'espèce précédente : présence de scrobicules à la face supérieure, absence de cyphelles et de pseudocyphelles à la face inférieure. La structure fine des deux espèces présente cependant des différences notables.

D'abord, au contraire de celles du *Lobarina scrobiculata*, les gonidies du *Lobaria pulmonacea* (fig. 6) se rapportent à des Chlorophycées ; Bornet (1873), Zahlbruckner (1907) en faisaient des *Protococcus.*

Ce sont des Algues unicellulaires, presque sphériques, de 3 à 9 μ de diamètre. On trouve dans chacune d'elles un chromatophore étendu, et son centre, qu'occupe un protoplasme incolore, renferme un noyau de petite taille, à nucléole central. Ces Algues sont dépourvues de pyrénoïdes.

Lors de leur multiplication, leur noyau se divise un petit nombre de fois, et des cloisons radiales séparent la cellule-mère en petites cellules anguleuses au nombre de 4, 6 ou davantage ; chacune a la forme d'une petite pyramide, dont la base s'appuie sur la paroi de la cellule mère et qui tourne sa pointe vers le centre de cette dernière ; dans cette région prennent place le noyau et la majeure partie du protoplasme incolore, tandis que la région périphérique est occupée par le chromatophore.

D'une manière générale, les Algues de la partie supérieure de la couche gonidiale sont souvent en voie de division; c'est dans cette région qu'on trouve les Algues anguleuses et de petite taille ; plus bas sont des Algues de très grande taille, non encore en division ; enfin, la région inférieure présente des Algues arrondies, de taille moyenne. Toutefois, cette répar-

tition des Algues en profondeur subit de nombreuses exceptions.

Le cortex supérieur constitue un plectenchyme dont la face

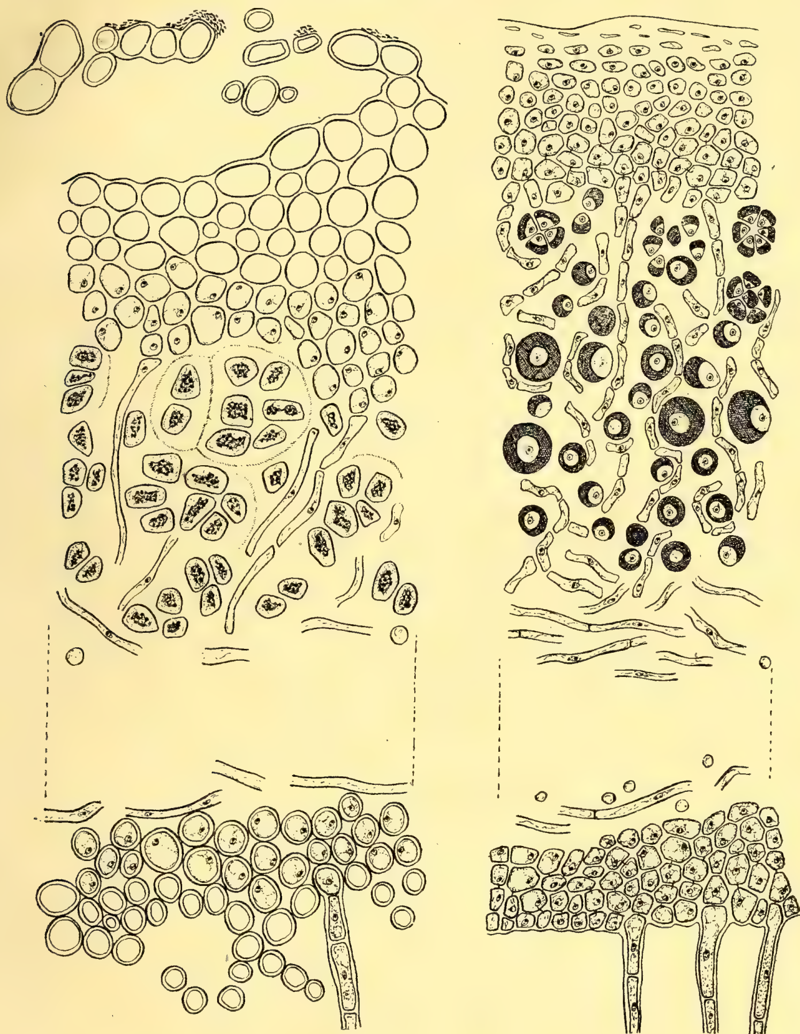


Fig. 5 et 6.
Fig. 5 (à gauche). — *Lobarina scrobiculata.* — Thalle. Gross. : 800.
Fig. 6 (à droite). — *Lobaria pulmonacea.* — Thalle. Gross. : 800.

supérieure est plane alors que la face inférieure, en contact avec la couche gonidiale, est au contraire accidentée. C'est un prosoplectenchyme : on trouve à sa surface une couche amorphe formée par l'épaississement des parois des cellules

superficielles et l'oblitération de leurs cavités, puis une région aux parois encore très épaissies, avec des cavités cellulaires aplaties parallèlement à la surface du thalle et passant aux filaments de la couche gonidiale. Toutes ces cellules, sauf les cellules mortes de la région tout à fait superficielle, ont un protoplasme pauvre, avec un noyau relativement gros, auquel on reconnaît une membrane, un nucléole latéral, un nucléoplasme pourvu d'éléments chromatiques. Entre les cellules du cortex, particulièrement dans la région profonde, se laissent voir de fins trabécules constituant des plasmodesmes.

Le cortex inférieur est aussi un prosoplectenchyme, mais ses parois sont moins épaisses que celles du cortex supérieur ; les cellules pourvues de communications protoplasmiques renferment un protoplasme non très pauvre, avec un noyau assez gros. Plusieurs d'entre ses cellules superficielles se prolongent en poils isolés, du type unisérié, aux cellules uninucléées.

Les divers caractères histologiques du *Lobaria pulmonacea*, assez différents de ceux du *Lobarina scrobiculata*, éloignent ces deux Stictacées plus que l'examen de la morphologie extérieure pourrait le faire penser.

Septième type : *Ricasolia herbacea.*

Nous rapportons à ce type deux Stictacées que le seul examen de leurs plectenchymes corticaux pourrait parfois faire éloigner l'une de l'autre, mais qui sont fort voisines par l'ensemble de leurs autres caractères.

Le *Ricasolia herbacea* (Pl. I, fig. 4 ; Pl. II, fig. 10, 11 ; Pl. III) a un cortex supérieur mince, souvent paraplectenchymateux ; les parois de ses cellules sont peu épaisses, mais non très minces ; les parois de la couche superficielle sont plus épaisses que celles des autres couches, particulièrement la paroi externe, qui constitue un épithalle. Les cellules sont polyédriques ; alignées souvent perpendiculairement à la surface, elles constituent des files parallèles se prolongeant parfois en bas par un hyphe de grand diamètre qui s'enfonce

dans la couche gonidiale. Leur contenu est pauvre, renferme un noyau central que de fins trabécules relient aux parois.

Au contraire, le thalle du *Ricasolia amplissima* (Pl. II, fig. 12 ; Pl. IV), plus épais que celui du *Ricasolia herbacea*, a un cortex épais, au caractère mixte, paraplectenchymateux en profondeur, prosoplectenchymateux à la surface. Les cellules des quelques couches (souvent trois) superficielles ont une paroi très épaisse, une cavité aplatie ; les deux couches qui suivent ont une paroi moins épaisse et forment le passage aux cellules des couches inférieures aux parois minces, plus grandes, isodiamétriques, au contour polyédrique ; celles qui forment les couches les plus inférieures du cortex s'enfoncent entre les paquets de gonidies de la couche sous-jacente sous la forme de cellules allongées perpendiculairement à la surface. Les cellules des couches superficielles montrent quelques fins plasmodesmes ; leur contenu est assez dense, assez colorable ; il renferme un protoplasme réticulé avec un noyau. Dans les autres cellules du cortex, le contenu est pauvre, parfois pourvu de grains chromatiques ; il est réduit souvent à une couche pariétale et à de rares trabécules ; leur noyau est petit, rejeté sur le côté, et renferme un tout petit nucléole.

Malgré les différences qu'offrent les deux cortex que nous venons de décrire, les deux Stictacées qui les présentent méritent d'être placées tout près l'une de l'autre : il arrive en effet que les cellules superficielles du cortex de certains échantillons du *Ricasolia herbacea* présentent un épaississement de leurs parois qui, sans être aussi important que chez le *Ricasolia amplissima*, écarte cependant le cortex de ces exemplaires du type strictement paraplectenchymateux ; c'est le cas des thalles de *Ricasolia herbacea* des figures 14 et 16, où, à l'épaisseur près, le cortex a essentiellement la structure de celui du *Ricasolia amplissima*.

L'étude des autres caractères des deux *Ricasolia* justifie leur rapprochement.

La couche gonidiale n'est, ni chez l'un, ni chez l'autre, nettement séparée des cellules du cortex. Chez le *Ricasolia herbacea*, on trouve des gonidies entourées complètement par des cellules de plectenchyme et, de même, chez le *Ricasolia*

amplissima, les gonidies font des paquets entre lesquels s'avancent des cellules du plectenchyme cortical.

Les gonidies ont, chez les deux Stictacées qui nous occupent, les mêmes caractères : ce sont des gonidies vertes, semblables à celles du *Lobaria pulmonacea* ; elles ont même structure, même mode de reproduction que ces dernières ; elles ont de 3 à 7 et 9 μ de diamètre chez le *Ricasolia herbacea*, la plupart ne dépassant pas 7 μ ; celles du *Ricasolia amplissima*, que Bornet (1873) et Sturgis (1890) rapportent à un *Protococcus*, ont de 3 à 6 et jusqu'à 10 μ de diamètre, la plupart ne dépassant pas 6 μ. Ces dimensions sont également celles (3 à 9 μ) que nous avons notées pour les gonidies du *Lobaria pulmonacea*.

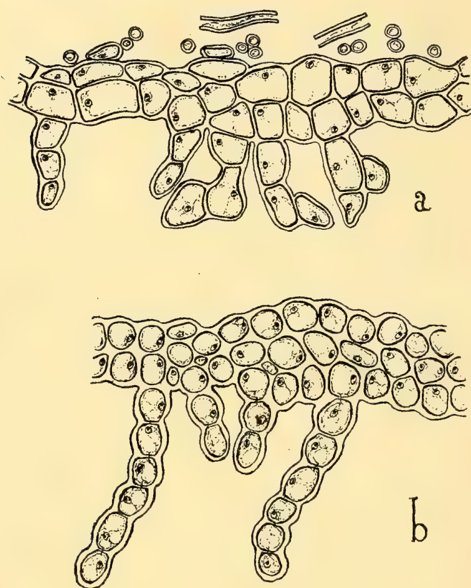


Fig. 7. — *a. Ricasolia herbacea* ; *b. Ricasolia amplissima.* — Cortex inférieur et poils. Gross. : 900.

Le cortex inférieur présente chez le *Ricasolia herbacea* et chez le *Ricasolia amplissima* des structures voisines. Celui de la première espèce (fig. 7, *a*) est formé par un paraplectenchyme de deux épaisseurs de cellules, au protoplasme pauvre pariétal, avec un noyau latéral ; celui du *Ricasolia amplissima* (fig. 7, *b*) est un plectenchyme aux parois légèrement épaissies ; il partage donc la tendance au type prosoplectenchymateux réalisé pleinement dans le cortex supérieur de la même espèce.

L'un et l'autre cortex possèdent des poils différents de ceux que nous ont offerts les autres Stictacées : celles-ci avaient des poils longs, à longues cellules ; les poils des *Ricasolia* sont des poils courts, formés de cellules courtes, presque

isodiamétriques ; ceux du *Ricasolia herbacea* (fig. 7, *a*) sont à parois minces ; la forme de leurs cellules est un peu irrégulière ; ceux du *Ricasolia amplissima* (fig. 7, *b*) sont à parois un peu épaisses ; leurs cellules sont un peu renflées, ce qui vaut au poil un aspect moniliforme.

En outre, le cortex inférieur des *Ricasolia* porte des crampons. On peut considérer un crampon de *Ricasolia herbacea* (fig. 8, et Pl. I, fig. 4) comme constitué par un pinceau de nombreux poils nés côte à côte et coalescents. Ceux du centre ont leurs parois minces ; ceux de la périphérie, au diamètre un peu plus grand, ont des parois plus épaisses. Leur protoplasme est riche, renferme un noyau par cellule. Sur le côté et surtout à l'extrémité, ils donnent insertion à des filaments mycéliens cloisonnés, aux cellules allongées et uninucléées ; en particulier, on voit à l'extrémité des hyphes des crampons se dissocier, pénétrer dans le substratum et envahir par exemple les cellules des écorces sous-jacentes.



Fig. 8. — *Ricasolia herbacea.* — Crampon. Gross. : 666.

Les crampons du *Ricasolia amplissima* (fig. 9) sont essentiellement constitués comme les précédents, mais avec une modification plus profonde de leurs cellules périphériques ; leur centre est occupé par des filaments fins, leur périphérie

par un cortex épais de deux couches de cellules de grande taille, appartenant à des hyphes qui cheminent parallèlement à la surface du crampon ; les parois latérales de ces hyphes sont assez épaisses ; leurs parois transversales sont plus minces. Le cortex porte de nombreux poils à la base du crampon. Le contenu des cellules du crampon et des poils est constitué par un protoplasme trabéculaire, avec des gra-

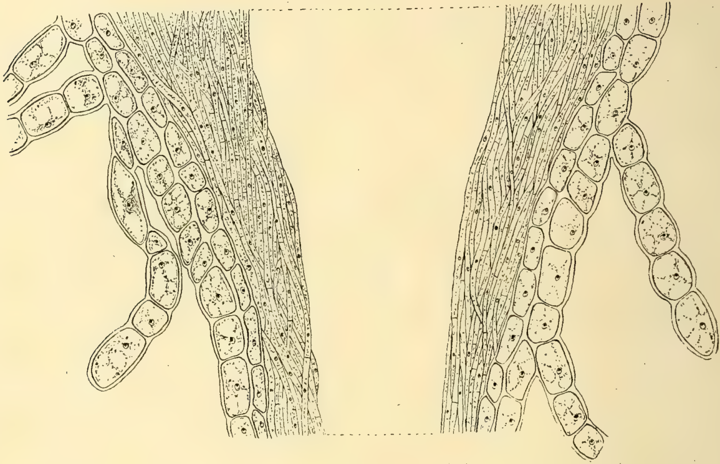


Fig. 9. — *Ricasolia amplissima.* — Crampon. Gross. : 666.

nules sur les trabécules et un noyau ; les filaments du centre renferment également des granules chromatiques et un très petit noyau.

Enfin, la face inférieure du *Ricasolia herbacea* et celle du *Ricasolia amplissima* ont encore comme caractère commun d'être dépourvues de cyphelles et de pseudocyphelles.

On le voit, les différences entre ces deux *Ricasolia* sont plus apparentes que profondes ; ils se laissent aisément rattacher à un même type de structure.

Nous avons, au cours de cette étude de l'appareil végétatif des Stictacées, distingué un certain nombre de types d'organisation. Tous se laissent rapporter à un schéma commun, et ils ne diffèrent que par des caractères en somme secondaires.

L'importance des traits communs à tous atteste l'homo-

généité de la famille des Stictacées. Toutefois, il est facile d'y reconnaître un certain nombre de groupes correspondant précisément aux types que nous venons de décrire.

Auprès du *Stictina silvatica* se rangeront les *Stictina fuliginosa* et *Dufourei*, et, à quelque distance, le *Stictina limbata*. On peut caractériser histologiquement ce groupe par la nature paraplectenchymateuse des deux cortex, par la présence de cyphelles au cortex inférieur et, au moins dans les trois premières espèces, par l'existence d'isidies à la face supérieure ; ainsi défini, il paraît avoir la valeur d'un groupe naturel.

A quelque distance de là, nous placerons les *Stictina crocata* et *intricata*, tous deux pourvus, comme les précédents, de gonidies bleues, mais où les cyphelles font place à des pseudocyphelles. Le cortex supérieur chez le *Stictina crocata*, les deux cortex chez le *Stictina intricata* sont du type prosoplectenchymateux.

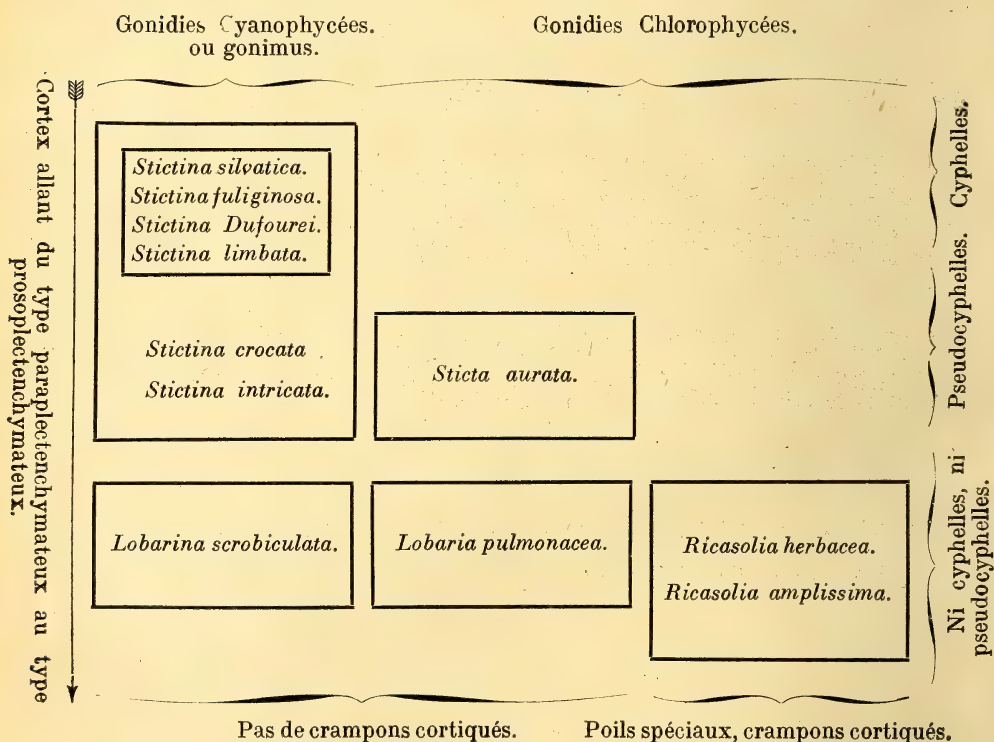
Également pourvu de pseudocyphelles et de deux cortex prosoplectenchymateux comme le *Stictina intricata*, mais porteur d'algues Chlorophycées, le *Sticta aurata* prendra place à son voisinage.

L'absence de toute cyphelle ou pseudocyphelle caractérise les groupes suivants, formés de Stictacées de grande taille.

Le *Lobarina scrobiculata* et le *Lobaria pulmonacea*, tous deux à surface bosselée, se placent non loin l'un de l'autre, sans que pourtant la structure de leurs cortex permette de les confondre dans un même groupe : les deux cortex sont prosoplectenchymateux et perdent par desquamation leurs cellules mortes superficielles chez le *Lobarina scrobiculata* ; ils le sont également chez le *Lobaria pulmonacea*, mais avec d'autres caractères. De plus, le premier héberge une Algue bleue, le second une Algue verte.

Enfin un dernier groupe comprendra les *Ricasolia herbacea* et *amplissima* ; ils méritent de constituer un groupe naturel par l'ensemble de leurs caractères ; rappelons l'existence de poils spéciaux courts, aux cellules isodiamétriques et de crampons cortiqués que ne présente aucune des autres Stictacées que nous avons étudiées.

Le tableau suivant résume les résultats de cette étude en mettant en évidence la façon dont se groupent les différentes Stictacées qui font son objet et les caractères qui justifient leur groupement. Il convient de faire remarquer que les différences qui séparent les divers groupements sont légères et qu'on pourrait considérer l'ensemble des Stictacées comme un grand genre, le genre *Sticta*, les noms de (*Eu-*)*Sticta*, *Stictina*, *Lobaria*, *Lobarina*, *Ricasolia* servant à désigner des groupements subgénériques ou même des sections de moindre importance. Nous retrouverons dans l'étude des appareils reproducteurs la même homogénéité.



CHAPITRE II

LES APPAREILS REPRODUCTEURS

Le mode de reproduction le plus répandu chez les Stictacées est sans doute la formation de sorédies. On sait qu'on désigne sous ce nom des productions pulvérulentes, où le microscope révèle l'existence d'hyphes et de gonidies, et qui constituent de minuscules Lichens formés en grand nombre çà et là à la surface du thalle. Peu d'espèces de Stictacées en sont dépourvues ; cependant les sorédies font défaut chez les *Ricasolia herbacea* et *amplissima*, les *Stictina fuliginosa*, *silvatica*, *Dufourei* ; elles sont abondantes sur le thalle chez le *Stictina limbata*, où elles ont une couleur cendré bleuâtre; elles ornent d'une belle poussière d'un jaune citrin les bords du thalle du *Sticta aurata* ; chez le *Lobarina scrobiculata* (Pl. I, fig. 6), elles sont nombreuses, soit sur le thalle, soit sur ses bords, soit encore le long des côtes qui séparent les scrobicules ; c'est aussi dans cette même situation qu'on les trouve le plus souvent chez le *Lobaria pulmonacea* (Pl. I, fig. 5).

Chez le *Lobarina scrobiculata*, les sorédies se présentent exactement sous l'aspect qu'elles offrent chez les *Nephromium* et les *Peltigera* également pourvus d'Algues bleues (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 93, et Pl. XIII, fig. 6). Sans revenir longuement sur les détails de leur formation et de leur structure, rappelons qu'elles sont caractérisées par la multiplication des éléments de la couche gonidiale qui font hernie au dehors en une masse divisée en glomérules de petite taille, l'éruption étant précédée d'une brisure du cortex. Ainsi en est-il chez le *Lobarina scrobiculata* (Pl. I, fig. 6).

Chaque sorédie forme un petit corpuscule constitué par plusieurs colonies de gonimies entre lesquelles circulent quelques hyphes, le tout étant entouré d'un cortex d'une seule couche de cellules. La formation de ce dernier commence

avant l'individualisation de la sorédie et débute par la surface libre de celle-ci ; tant que la sorédie n'est pas individualisée, la partie par laquelle elle s'attache encore à la masse sorédiale ne constitue pas un cortex continu. Les hyphes du centre de la sorédie sont cloisonnés, et leurs cellules, courtes, renferment un protoplasme assez abondant et un noyau. Dans les cellules corticales, le protoplasme est pauvre ou a complètement disparu.

Les sorédies du *Stictina limbata*, également pourvu de gonimies, sont semblables aux précédentes.

Chez le *Lobaria pulmonacea* (Pl. I, fig. 5), lors de la formation des sorédies, on assiste d'abord à la multiplication des hyphes de la partie supérieure de la couche gonidiale ; ils s'allongent, se cloisonnent, deviennent plus étroits, tandis que les gonidies sont à peu près inactives ; quelques-unes seulement entrent en division ; leur nombre n'augmentant guère tandis que les filaments deviennent plus nombreux, elles s'éloignent les unes des autres.

En même temps, le cortex subit des transformations importantes (fig. 10) ; ses cellules profondes cessent de former un plectenchyme; les hyphes reprennent leur individualité et constituent un tissu lâchement feutré, formé de filaments ramifiés, cloisonnés, aux cellules courtes, uninucléées ; le phénomène débute dans les régions voisines de la couche gonidiale. gagne de proche en proche vers les couches supérieures jusqu'à l'épithalle.

Au stade ultérieur (fig. 11), le cortex a perdu totalement ses caractères plectenchymateux. Les glomérules sorédiaux se forment alors, s'ils ne l'ont dejà fait, dans la partie supérieure de la couche gonidiale, modifiée comme il a été dit plus haut, mais restée en place sous le cortex altéré : pour former un glomérule, les hyphes s'enroulent autour des gonidies.

Jusqu'ici, toutes les cellules du cortex sont restées vivantes ; elles meurent bientôt, et on trouve leurs membranes flétries sous la couche amorphe (fig. 12) ; les glomérules sorédiaux rompent et écartent les débris du cortex ; ils sont mis à jour, encore attachés au Lichen, dont ils ne tardent pas à se libérer.

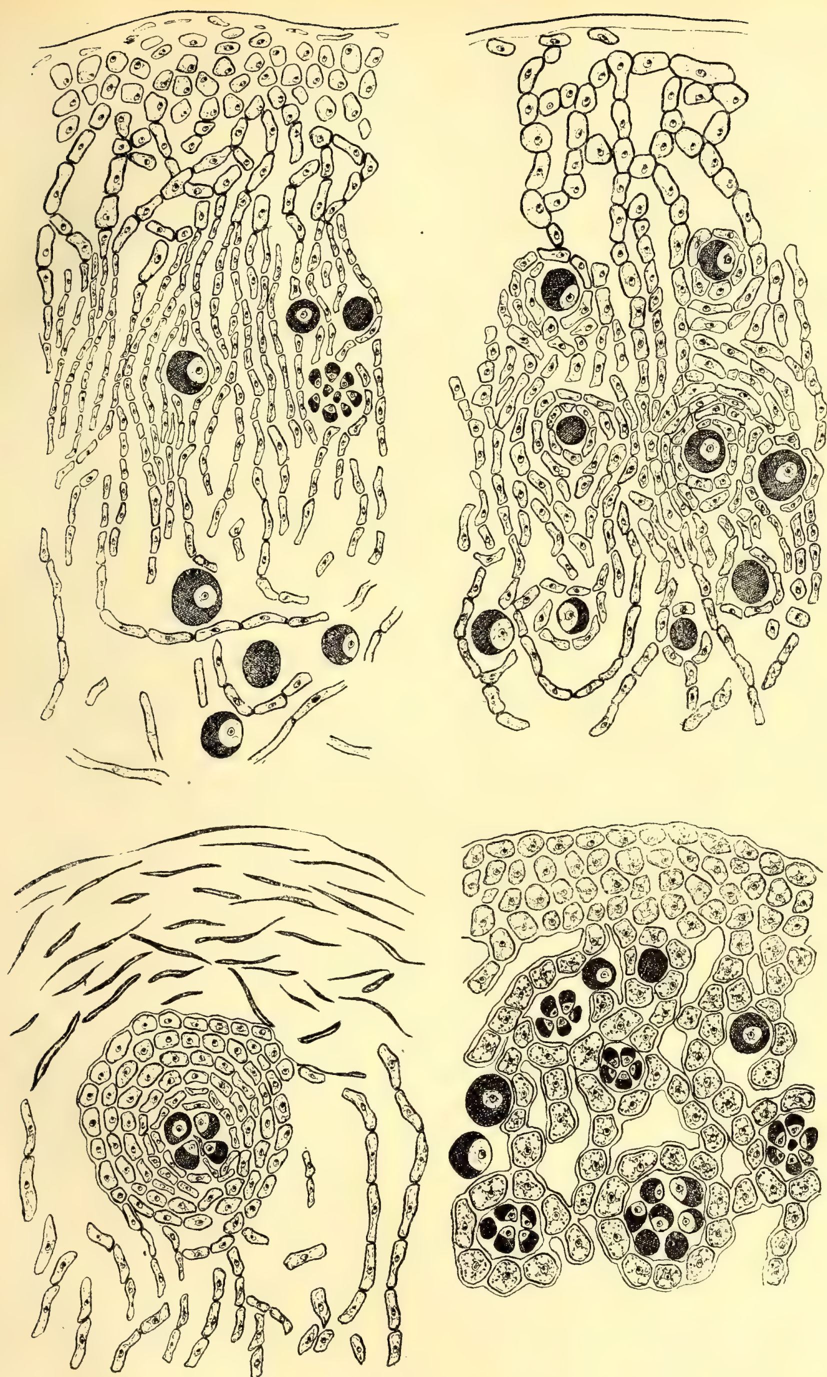


Fig. 10, 11, 12, 13. — *Lobaria pulmonacea.* — Formation des sorédies.

Fig. 10 (en haut, à gauche) : premier stade. — Fig. 11 (en haut, à droite) : deuxième stade. — Fig. 12 (en bas, à gauche) : troisième stade. — Fig. 13 (en bas, à droite) : stade définitif ; portion d'une sorédies. : Gross. 900.

Dans le glomérule encore recouvert des débris du cortex, les cellules superficielles se transforment en un cortex, cette modification débutant dans la région supérieure de la sorédie ; l'Algue ou les Algues que la sorédie renferme se divisent activement et des hyphes s'insinuent entre leurs cellules filles.

La sorédie âgée (fig. 13) constitue un tubercule arrondi, de près de 150 μ de diamètre, parfois allongé et long de 200 μ ; c'est une masse plus volumineuse que la sorédie du *Lobarina scrobiculata*. On y distingue deux régions. La partie externe est un cortex de plusieurs épaisseurs de cellules à cavité plus ou moins arrondie ; ses caractères sont ceux du cortex supérieur du thalle ; ses cellules ont des parois un peu épaisses, un contenu assez riche, un noyau unique ; il est recouvert par une couche amorphe qui s'accroît par l'adjonction à sa partie inférieure des parois épaissies des cellules superficielles aux cavités d'abord aplaties, puis totalement oblitérées. Au centre de la sorédie, on trouve des hyphes et des algues ; les algues sont en voie de division, les hyphes s'insinuent entre les cellules nouvellement formées et les écartent ; les caractères des gonidies sont les caractères ordinaires des gonidies du thalle ; quelques-unes atteignent une assez grande taille ; les hyphes sont des filaments lâches, aux cellules courtes, larges, presque isodiamétriques ; leur taille est de l'ordre de celle des cellules du cortex ; elles renferment un noyau et de nombreuses granulations chromatiques paraissant sur les mailles d'un réseau protoplasmique.

Il arrive souvent, chez les Stictacées comme chez les Peltigéracées, que le processus qui donne naissance aux sorédies commence, puis se termine autrement que par l'individualisation des sorédies.

C'est ainsi que, chez le *Lobarina scrobiculata*, autour d'une masse sorédiale qui paraît devoir donner plusieurs sorédies, un cortex commun se forme, constituant des festons semblables à ceux décrits chez le *Nephromium parile* (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 100).

Chez le *Lobaria pulmonacea*, il arrive que la sorédie, née comme il a été dit plus haut, ne se détache pas ; le cortex qui la recouvre se relie au cortex thallin, et on a l'apparence d'une

isidie. La ressemblance entre les deux formations est parfois assez grande pour qu'il soit nécessaire de suivre le début du phénomène pour savoir si on a affaire à une production sorédiale ou à une production d'origine isidienne. Le nom de papille peut être employé pour désigner les ornements de la surface du thalle, dont la nature isidienne ou sorédiale est indéterminée ; lorsque le doute sera levé, on distinguera des papilles isidiales comme celles offertes par le *Stictina fuliginosa* et des papilles sorédiales comme celles du *Lobaria pulmonacea*.

Certains échantillons du *Lobaria pulmonacea* aux papilles sorédiales bien développées voient ces dernières s'aplatir, manifester une structure dorsi-ventrale ; la papille devient une foliole où les gonidies sont plus nombreuses vers la face supérieure par un phénomène analogue à celui qui donne naissance aux folioles dont nous avons décrit la formation chez les Peltigéracées (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 102) et à celui que nous ont fourni les exemplaires à isidies foliolées du *Stictina fuliginosa*.

Nous avons parfois observé, chez le *Lobaria pulmonacea*, la formation de sorédies à la face inférieure du thalle, dans des cas où des gonidies étaient amenées vers le cortex inférieur ; la naissance et l'aspect de ces sorédies étaient les mêmes que ceux des sorédies nées à la face supérieure du thalle.

La sorédie mise en liberté peut, sur l'une de ses faces, produire des filaments mycéliens ; ceux-ci naissent des cellules de son cortex situées immédiatement au-dessous de celles qui sont très aplaties et se présentent sous la forme d'hyphes étroits cloisonnés en cellules uninucléées. Leur formation est sans doute le prélude du développement d'un nouveau thalle. La connaissance précise de ce dernier phénomène est un sujet de recherches qui n'a pas encore été abordé et dont nous nous proposons d'entreprendre l'étude avec les ressources de la technique moderne des cultures pures sur milieu défini.

Nous ne sommes pas mieux renseigné sur la formation et le développement d'un thalle nouveau par les autres organes de

reproduction des Stictacées, ceux que constituent les spermogonies, productrices de spermaties, et les apothécies, productrices d'ascospores. Ils ont été et ils sont encore le plus souvent considérés comme étroitement liés les uns aux autres, les apothécies résultant, dans les idées en cours, de la fécondation par les spermaties d'un organe qui les précède et prélude à leur développement, l'ascogone. Dans l'état actuel de nos connaissances sur le développement des appareils ascosporés des Champignons, les formations désignées sous le nom d'ascogones se laissent rapporter, d'une manière générale, à deux structures différentes, auxquelles correspondraient des phénomènes sexuels distincts.

Un premier type est réalisé chez le *Pyronema confluens* et de nombreux autres Ascomycètes : l'ascogone y est une vésicule plurinucléée ; on en fait un organe femelle ; à son voisinage, une autre vésicule plurinucléée représente un organe mâle, une anthéridie. Les deux organes se mettent en rapport par un tube émis par l'ascogone et qu'on appelle un trichogyne. Il est hors de notre sujet de discuter, avec Harper (1900), Dangeard (1907), Claussen (1912), la question de savoir si un passage effectif de protoplasme et de noyaux a lieu, par le trichogyne, de l'anthéridie dans l'ascogone ; il nous suffit de savoir que le *Pyronema confluens* réalise un cas où l'ascogone plurinucléé est accompagné d'une anthéridie qui ébauche, et suivant certains auteurs accomplit, une plus ou moins complète copulation avec lui.

A ce premier type d'ascogone, nous opposerons celui qu'on attribue au *Collema* (Stahl, 1874 ; Baur, 1898), ainsi qu'à de très nombreux Lichens et à quelques Ascomycètes autonomes. Chez le *Collema*, ce n'est plus une vésicule cénocytique qui reçoit le nom d'ascogone ; on donne ce nom à un filament cloisonné aux cellules uninucléées, plusieurs fois enroulé sur lui-même, et dont une extrémité se prolonge par un hyphe rectiligne, également formé de cellules uninucléées, dont la dernière fait saillie au-dessus de la surface du thalle ; au filament cloisonné, rectiligne, dressé vers la surface, on donne encore le nom de trichogyne. Ascogone et trichogyne constituent ensemble le carpogone. Aucune anthéridie n'ac-

compagne le carpogone, mais le *Collema* possède des spermogonies où naissent des spermaties ; on attribue à celles-ci le rôle de gamètes mâles ; l'extrémité saillante du trichogyne recevrait la copulation d'une spermatie, après quoi l'apothécie se développerait ; on admet que l'ascogone a été fécondé par la spermatie, sans que d'ailleurs on sache rien du voyage dans le trichogyne des éléments fécondants de la spermatie, sans qu'on sache rien des détails de la fécondation elle-même.

C'est à ce type de développement de l'apothécie que doit être rapporté le cas des Stictacées, si on en croit les recherches de Borzi (1878). Celles-ci ont porté sur le *Sticta pulmonaria (Lobaria pulmonacea)* et sur le *Ricasolia herbacea.* Dans ces espèces, dit-il (p. 71), « il carpogono è pure constituito dalle tre tipiche regioni : l'ascogono, l'ipo-ascogono e il tricogino. Le prime duo sono egualmente formate di serie di cellule più grosse ed abbondati di protoplasma, il loro numero è variabile, talore se ne contano poche. La compattezza del tessuto non lascia con sicurezza decidere di molte altre particolarità. Tuttavia si pio precisare il punto di nascita dell'ascogono, essendo indicato da un piccolo glomerulo di ifi, situati poco al di sotto della zona gonidiale e quasi al livello di questa. La lunghezza del trichogino è assai variabile;... cotesta lunghezza non è tuttavia costante per la stessa specie e nello stesso individuo ». Borzi note encore que, chez le *Lobaria pulmonacea,* certains thalles, riches en trichogynes, sont au contraire dépourvus de spermogonies ; il interprète ce fait comme l'indication d'une tendance à la diœcie.

Plus tard, l'étude du développement des apothécies des Stictacées fut reprise par Sturgis (1890) chez le *Sticta anthraspis* et le *Ricasolia amplissima.* Cet auteur ne fut pas assez heureux pour retrouver les stades initiaux de l'apothécie décrits par Borzi ; le développement de l'appareil ascosporé est pour lui un phénomène purement végétatif. Toutefois, en raison de la fréquence des carpogones chez les Lichens, la description donnée par Borzi prévaut ordinairement.

Remarquons cependant qu'à l'époque déjà reculée où

Borzi étudiait les Stictacées, les connaissances sur la cytologie des Champignons et sur les phénomènes généraux de la sexualité étaient trop imparfaites pour qu'il ait pu donner du développement de l'apothécie des Stictacées une description qui nous satisfasse aujourd'hui. Il y a donc lieu de reprendre la question et de l'étudier à l'aide des procédés dont disposent les recherches modernes d'histologie et de cytologie des Champignons. Il nous paraît d'autant plus nécessaire de livrer à de nouvelles investigations la question des origines des apothécies des Lichens que notre précédente étude des Peltigéracées (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1909) nous a montré, dans les ascogones de ces dernières, non des organes du type attribué au *Collema*, mais des ampoules cénocytiques, comparables aux ascogones du *Pyronema* ; aucune anthéridie, il est vrai, ne les accompagnait, mais non plus aucune spermatie n'intervenait dans le développement de l'apothécie. Une nouvelle étude des formes de Lichens à spermaties et trichogynes s'impose, concluions-nous : cette partie de nos recherches sur les Stictacées répond à cette nécessité.

On trouve, dans le thalle de nombreuses Stictacées, des organes globuleux pouvant dépasser un demi-millimètre de diamètre, et qui, s'ouvrant sur la face supérieure du thalle, laissent se répandre une multitude de corpuscules en forme de bâtonnets ; les corps globuleux sont des spermogonies ; les bâtonnets sont des spermaties.

Presque toutes les espèces en possèdent. En général, on reconnaît leur existence à la présence à la surface du thalle d'une petite ponctuation. Dans certains cas, celle-ci est portée au sommet d'une éminence ; c'est sur ce caractère que repose en partie la séparation des *Ricasolia* et des *Lobaria* ; les spermogonies des premiers sont saillantes, verruciformes (Pl. II, fig. 8) ; celles des *Lobaria* ne le sont pas (Pl. II, fig. 7). Toutefois, il arrive que des spermogonies de *Ricasolia* ne déforment nullement la face supérieure et, par contre, on trouve parfois des spermogonies de *Lobaria pulmonacea* s'ouvrant au sommet d'une éminence.

C'est dans la médulle que se loge la majeure partie de la

spermogonie ; c'est là qu'elle naît, au contact de la couche gonidiale, sous la forme d'un peloton de filaments aux cellules plus courtes que celles de la médulle environnante, au protoplasme plus riche, plus chromatique que celui de ces dernières, uninucléées comme elles. Au-dessus d'elle se forment souvent des sorédies selon le mode ordinaire (Pl. II, fig. 9). Au fur et à mesure qu'il allonge ses filaments, le peloton accroît son diamètre, écarte les éléments de la couche gonidiale, devient contigu au cortex. En même temps qu'il s'accroît, ses éléments subissent une différenciation dans deux sens.

Les filaments superficiels courent parallèlement à la surface générale du peloton; ils épaississent leur paroi, puis, s'accolant les uns aux autres, ils constituent un plectenchyme qui forme autour de la spermogonie une enveloppe continue d'un petit nombre de couches de cellules. Vers le haut, ce plectenchyme se raccorde au plectenchyme cortical, et c'est l'ensemble des deux plectenchymes qui, plus tard, se brisera à la partie supérieure de la spermogonie, permettant la sortie des spermaties.

Celles-ci prennent naissance dans la spermogonie encore close aux dépens des filaments centraux du peloton spermogonial. Ces derniers sont disposés de bonne heure suivant une direction radiale et convergent vers le centre de la spermogonie ; leurs cellules sont isodiamétriques, à contenu riche, à gros noyau ; elles donnent naissance sur le côté et à leur extrémité la plus proche du centre à un prolongement fin qui se termine par une spermatie.

La description précédente, faite d'après nos préparations du *Lobaria pulmonacea*, convient d'une manière générale à toutes les Stictacées ; c'est également celle que nous (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1919, p. 51) avons donnée des spermogonies des *Nephromium*.

Nous avons vu, chez le *Stictina silvatica*, la spermogonie naître, non sous la couche gonidiale, mais dans cette couche elle-même. Chez le *Lobarina scrobiculata*, elle peut également prendre naissance dans le cortex, aux dépens de sa partie inférieure.

De plus, nous avons pu observer chez le *Lobaria pulmo-*

nacea de nombreuses spermogonies, vieilles et vidées, et aussi des spermogonies avortées.

Quand une spermogonie a fonctionné pendant quelque temps et a abandonné au dehors la majeure partie de ses spermaties, ses cellules, jusque-là actives, voient leur contenu s'appauvrir, elles constituent| bientôt un massif de cellules mortes, d'apparence plectenchymateuse ; le centre en est occupé par une cavité irrégulière où persistent quelques spermaties ; la spermogonie tout entière constitue une grosse masse d'aspect plectenchymateux, un bloc caverneux d'aspect très particulier, reconnaissable même à un faible grossissement.

Dans quelques cas, la dégénérescence des cellules de la spermogonie commence de bonne heure ; on la trouve réalisée dans des régions à l'aspect plectenchymateux de spermogonies encore jeunes, auprès de régions en pleine activité productrice de spermaties. Parfois le phénomène atteint des spermogonies toutes jeunes n'ayant pas encore produit de spermaties. Ces cas d'avortement partiel ou total des spermogonies sont rares.

Chaque spermatie a la forme d'un bâtonnet de 4 μ de longueur, étroit de 0,5 à 1 μ, légèrement renflé aux deux extrémités ; l'une d'elles renferme un noyau de petite taille. Ces corps sont formés par centaines, peut-être par milliers, dans chaque spermogonie.

Telle est l'histoire de ces éléments énigmatiques, tour à tour considérés comme des gamètes mâles ou comme des spores agames, sans qu'aucun des arguments fournis en faveur de l'une ou l'autre opinion ait été décisif. Pour trancher la question de la fonction actuelle des spermaties chez les Lichens, il faudra élucider complètement le rôle qui leur est attribué pendant la fécondation de l'ascogone ou suivre, en leur absence, le développement de l'apothécie. Nous sommes ainsi amené à étudier les apothécies des Stictacées.

Il nous est cependant impossible de décrire dès maintenant toutes les phases du développement de l'apothécie ; nous en connaissons bien les stades extrêmes, mais les états inter-

médiaires n'ont été que trop rarement rencontrés par nous pour que nous ayons pu tirer de leur examen des conclusions fermes. Ainsi que nous le verrons bientôt, le thalle des Stictacées renferme en général de nombreuses ébauches d'apothécies, mais la plupart sont de bonne heure frappées de stérilité. Aussi, malgré des recherches opiniâtres, poursuivies pendant plusieurs années, sur des matériaux différents, recueillis dans des stations variées et à des époques diverses, bien qu'ayant étudié plusieurs milliers de préparations, nous ne sommes pas encore en mesure d'exposer le développement complet des apothécies des Stictacées.

Les apothécies des Stictacées se présentent sous la forme de cupules, de disques pédicellés, portés à la face supérieure du thalle. Leur production est assez capricieuse. Certains thalles en sont richement pourvus, alors que des thalles de la même espèce, dans la même localité, en manquent totalement. Le *Lobaria pulmonacea*, le *Ricasolia herbacea*, le *Ricasolia amplissima* en portent communément ; toutefois ces mêmes espèces, dans certaines localités, restent stériles ; les apothécies du *Lobaria pulmonacea* étaient rares ou absentes au Bois de Boulogne, près de Dax (Landes), lorsque Hue (1908) visita cette localité, où nous les avons trouvées assez nombreuses en 1919 ; nos échantillons de *Ricasolia amplissima* d'Auvergne, au contraire de ceux des Vosges, sont sans apothécies ; le *Lobarina scrobiculata* s'est montré stérile au Mont-Dore, à La Bourboule (Puy-de-Dôme), au Bois de Boulogne près de Dax (Landes), à Chaunac près de Tulle (Corrèze), au Saint-Mont près de Remiremont (Vosges); nous ne l'avons trouvé fructifié que dans une seule localité, sur un arbre unique de la rive gauche de la Montane, un peu en aval des cascades de Gimel (Corrèze), puis sur plusieurs arbres du chemin de Gimel au château de Saint-Priest (Corrèze) ; l'indication précise de ces stations est utile, les fructifications du *Lobarina scrobiculata*, pourtant si répandu, n'ayant été rencontrées, à notre connaissance, que deux fois en France : par Rupin, également dans le département de la Corrèze (Lamy de la Chapelle, 1878) et par Nylander (1896), dans la Forêt de Fontainebleau.

La première indication de la naissance d'une apothécie est

dans la formation au sein des hyphes médullaires, souvent au contact de la couche gonidiale, empiétant parfois sur la partie inférieure de celle-ci, de filaments aux caractères spéciaux (fig. 14). Ils forment un peloton serré, et leur ensemble se présente comme un massif généralement arrondi, aisément reconnaissable, même à un faible grossissement (Pl. I, fig. 4; Pl. II, fig. 10 et 11). Les hyphes qui le constituent sont formés de cellules isodiamétriques, au diamètre plus grand que celui des hyphes de la médulle, au contenu plus riche, plus colorable ; elles renferment au centre un noyau plus gros que les noyaux ordinaires et de la même structure qu'eux. Grâce à l'accroissement de la taille des cellules et à l'allongement des hyphes du peloton, celui-ci grandit, en restant sensiblement arrondi, écartant parfois les éléments de la couche gonidiale ; il peut atteindre 70 μ de diamètre. Autour de lui, des hyphes à cellules moins grandes, au contenu moins riche, forment le passage aux hyphes ordinaires. Ce peloton, c'est le peloton ascogonial.

L'ascogone n'offre pas, chez les Stictacées, l'aspect simple, schématique, qu'on est habitué à lui voir dans les figures classiques de l'ascogone du *Collema* : un hyphe unique enroulé un petit nombre de fois sur lui-même ; c'est un peloton compliqué qui ne se laisse pas suivre dans toute sa longueur.

Bientôt s'élève au-dessus de lui un filament qui se dresse vers la face supérieure du thalle : c'est le trichogyne ; il est parfois possible de reconnaître qu'il est le prolongement des éléments du peloton. Il traverse la couche gonidiale, puis, s'insinuant entre les cellules du cortex, il circule dans leurs parois, en épousant leurs contours; lorsqu'il bute contre une cellule du plectenchyme cortical, il se divise en deux branches qui passent de part et d'autre de celle-ci. Se ramifiant ainsi plusieurs fois, il atteint la face supérieure du thalle, au-dessus de laquelle il fait légèrement saillie. Il se comporte comme le feraient les filaments d'un parasite intercellulaire.

Ses cellules ont le diamètre des cellules ascogoniales, mais leur longueur est plus grande ; la cellule terminale, dont l'extrémité fait saillie au-dessus du cortex, alors que sa base est plongée entre les cellules corticales, est parfois très allon-

gée. Le contenu des cellules du trichogyne est formé d'un protoplasme riche, particulièrement chromatique pendant la traversée du cortex et dans la cellule terminale. Chacune renferme un noyau. L'extrémité saillante a une paroi épaisse qui se raccorde à celle des cellules superficielles du cortex.

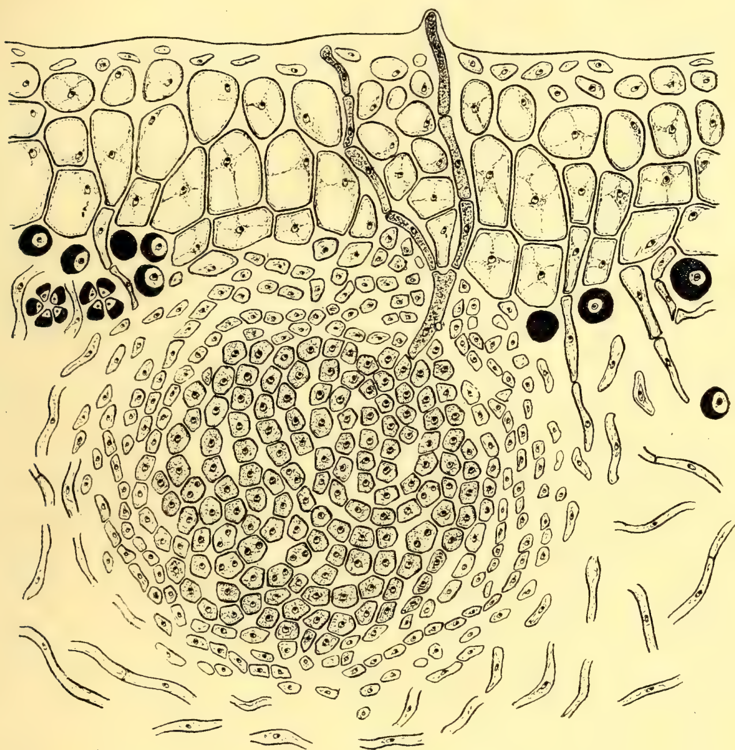


Fig. 14. — *Ricasolia herbacea* — Ascogone. Gross. : 800.

Le trichogyne est une formation éphémère ; bientôt il se flétrit à partir de son extrémité ; le contenu de ses cellules devient uniformément chromatique ; au bout de quelque temps, on n'en trouve plus que des débris, bientôt disparus.

A ce moment, l'ascogone possède encore sa structure primitive.

Ultérieurement les cellules ascogoniales se transforment, et lors de la production des asques il n'en reste plus aucune trace. La formation des asques est précédée par celle des paraphyses ; ce sont des filaments allongés, aux cellules uni-

nucléées, et qui, dressés vers la face supérieure du thalle, viennent buter contre le parenchyme cortical. Les asques sont formés successivement et écartent les paraphyses ; une même apothécie peut en renfermer à divers âges. Dans chaque asque, avant la formation des spores, on trouve un gros noyau ; puis, plus tard, huit ascospores, unicellulaires d'abord, et uninucléées, bientôt pourvues d'une cloison transversale, rarement de deux ou trois, séparant des cellules à un noyau (fig. 15, *1* à *3*). Entre temps, le cortex susapothécial a disparu, et l'apothécie a acquis sa forme définitive; d'abord concaves, le thalamium et le thécium se sont étalés, et l'apothécie est devenue saillante sur le thalle.

Tels sont les faits connus de l'histoire du développement des apothécies chez le *Ricasolia herbacea* ; celles du *Ricasolia amplissima* (Pl. II, fig. 12), du *Lobarina scrobiculata* et du *Lobaria pulmonacea* se forment essentiellement de la même façon.

Chez le *Lobaria pulmonacea,* nous avons vu disparaître le cortex susapothécial par un procédé particulier : il se fait une gélification des parois du cortex au-dessus des paraphyses ; l'altération des membranes précède celle du contenu cellulaire ; bientôt le protoplasme est lui-même altéré, et il ne reste plus, au-dessus de l'apothécie, qu'une gelée amorphe, que les paraphyses repoussent et traversent quelquefois.

Dans la même espèce, les ascospores nées uninucléées deviennent bicellulaires avec un noyau dans chaque loge (fig. 15, *4* et *5*).

Chez le *Ricasolia amplissima,* les ascospores deviennent tétracellulaires, chaque loge renfermant un noyau.

Les faits qui précèdent sont relatifs à l'histoire des ascogones qui évoluent en apothécies fertiles; mais bien souvent ce développement, après avoir produit les stades de jeunesse des apothécies, s'arrête; ainsi s'expliquent le caractère capricieux de la production des apothécies, la stérilité, limitée à certaines stations, de diverses espèces, fertiles ailleurs, et la stérilité générale de certaines autres dont les apothécies sont totalement inconnues.

Les ascogones des Stictacées sont en effet beaucoup plus répandus que les apothécies. Les jeunes thalles des Stictacées en renferment souvent de très nombreux, dont une faible partie fait place à des apothécies. Il est, d'autre part, fréquent

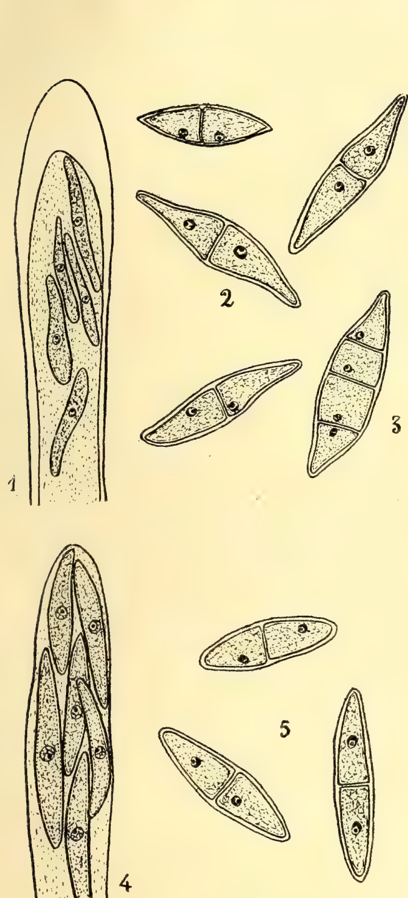


Fig. 15. — Asques et ascospores du *Ricasolia herbacea* (1 à 3) et du *Ricasolia pulmonacea* (4 et 5). Gross. : 800.

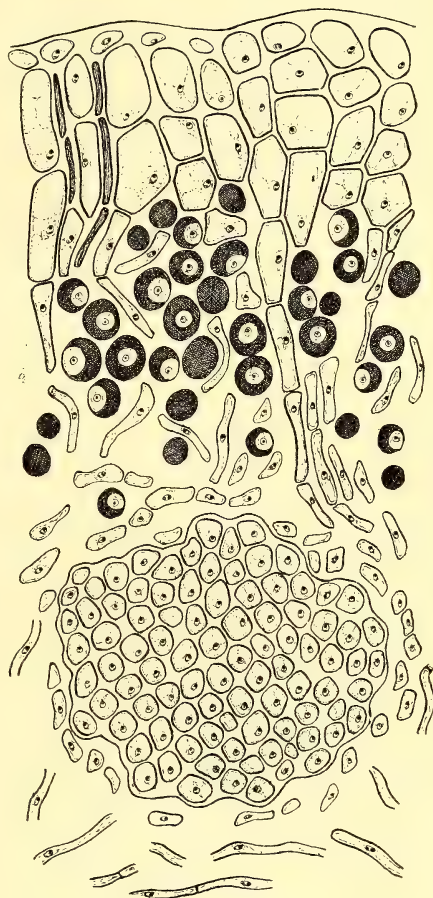


Fig. 16. — *Ricasolia herbacea* — Ascogne avorté. Gross. : 800.

de trouver des ascogones dans les thalles stériles de Stictacées. Ainsi, nos *Ricasolia amplissima* du Massif Central, nos *Lobarina scrobiculata* dont une seule localité nous a fourni des apothécies, nos *Stictina limbata*, dont les apothécies, jamais observées par nous, sont ég lement une rareté, renferment dans leurs thalles, pourtant stériles, de nombreux ascogones.

Ces ascogones ne diffèrent pas, au début; des ascogones qui évolueront en apothécies : rien ne permet de présager leur stérilité. Plus tard ils dégénèrent : ils forment des massifs plectenchymateux arrondis, aux cellules à protoplasme pauvre ou dépourvues de protoplasme, parfois surmontés de trichogynes en dégénérescence (fig. 16). On trouve tous les intermédiaires entre les ascogones sains et les ascogones avortés.

La stérilité des Stictacées est due plus souvent à l'arrêt de développement qui frappe les ascogones qu'à l'absence de ces derniers, si même celle-ci se réalise jamais totalement.

Nous avons donc observé les premiers débuts du développement des apothécies sous la forme d'ascogones, hyphes enroulés en peloton, aux cellules uninucléées ; ces hyphes sont en rapport avec des trichogynes, hyphes cloisonnés, aux cellules uninucléées, ramifiés, bientôt flétris, et dont l'extrémité fait saillie au-dessus de la surface du thalle. Rien ne nous autorise à penser que les trichogynes reçoivent la fécondation des spermaties et que ces dernières interviennent d'une manière quelconque dans le développement des apothécies. Celles-ci, au terme de leur histoire, possèdent la structure générale des apothécies des Discomycètes.

Cette identité dans la structure des fructifications des Stictacées et de celles des Ascomycètes autonomes permet de penser que la partie incolore des Lichens n'est autre chose que le thalle d'un Champignon modifié par la symbiose.

Nous sommes ainsi conduit à aborder la troisième partie de cette étude, qui, en nous faisant connaître des phénomènes actuels de biomorphogenèse chez les Stictacées, nous aidera à concevoir les modifications qu'ont dû subir dans le passé les ancêtres des Lichens modernes pour passer de l'état de Champignons autonomes à la forme sous laquelle on les connaît aujourd'hui.

CHAPITRE III

PHÉNOMÈNES DE BIOMORPHOGÉNÈSE

L'étude des phénomènes de biomorphogénèse chez les Peltigéracées (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1918 ; 1919, p. 91) nous a conduit à proposer la théorie suivante de la nature des Lichens : un Lichen est, dans la partie la plus importante de son thalle, une biomorphose ; il doit ses caractères spéciaux à l'action morphogène d'une Algue sur un Champignon; les algues qui constituent les gonidies des Lichens s'y comportent comme le ferait un agent infectieux y provoquant une affection déformante ; elles jouent dans la morphogénèse d'un Lichen le rôle que remplissent les agents cécidogènes dans la formation des galles et, d'une manière générale, les agents morphogènes dans les phénomènes auxquels sont attribuables les crown-galls, les cancers, les tumeurs, en un mot les néoplasmes animaux ou végétaux d'origine parasitaire.

Cette théorie se fonde sur l'observation de la production de tissus nouveaux par les hyphes des Peltigéracées sous l'action d'Algues étrangères à la couche gonidiale ou de gonidies arrachées à cette dernière par la croissance des hyphes, et entraînées par eux dans des régions du thalle où on ne les trouve pas ordinairement. Ces observations, qui ont la valeur d'inoculations expérimentales, nous ont appris, en particulier, que, chez le *Peltidea aphthosa*, des Algues Cyanophycées, retenues par les poils de la face supérieure du thalle, provoquent la croissance de ces derniers, réveillent l'activité du cortex et déterminent la formation des tubercules désignés par les lichénographes sous le nom de céphalodies ; une réaction analogue provoque la formation de céphalodies chez le *Peltidea venosa* et le *Solorina saccata*. De même, chez le *Peltidea aphthosa*, le *Peltigera horizontalis*, le *Peltigera rufescens*, nous avons étudié la formation de tubercules à la face inférieure

du thalle sous l'action des gonidies elles-mêmes, accidentellement apportées dans cette région. Dans les deux dernières espèces, les mêmes gonidies provoquent aussi la production d'une structure identique, sauf par son orientation, à celle de la face supérieure du thalle : entre les gonidies, les hyphes prennent les caractères de ceux d'une couche gonidiale ; un tissu plectenchymateux, identique au cortex normal, borde cette couche gonidiale du côté de la face inférieure du thalle. Notre élève, Mlle Devitch (1921), a décrit de semblables formations sous les apothécies du *Peltigera polydactyla.* L'identité des nouveaux tissus avec le cortex et la couche gonidiale ordinaire de la face supérieure conduit à rendre, dans tous ces cas, les gonidies responsables de leur formation.

L'étude des phénomènes de biomorphogénèse chez les Stictacées va nous offrir des faits semblables aux précédents ; en outre, leur étude détaillée dans deux espèces voisines, du genre *Ricasolia*, nous fera connaître quelques épisodes de la lutte que se livrent l'Algue et le Champignon mis en présence ; dans un cas, l'issue de la lutte sera marquée par la victoire du Champignon ; dans l'autre, nous verrons s'établir un état de paix instable où les deux adversaires, se supportant mutuellement, réaliseront l'état de symbiose durable. A la notion usuelle de la symbiose lichénique, considérée comme une entente parfaite, une collaboration paisible de deux associés, nous serons amenés à substituer la notion d'une tolérance mutuelle de deux adversaires toujours prêts à de nouveaux combats (F. Moreau, 1920).

Formation d'un plectenchyme et d'une couche gonidiale a chlorophycées a la face inférieure du thalle du *Lobaria pulmonacea.*

Nous avons observé sous le thalle du *Lobaria pulmonacea* des productions qui rappellent d'assez près les tubercules et les plectenchymes supplémentaires que Fünfstück (1884), Bitter (1904), Mlle Devitch (1921) et nous-même (1915, 1919) avons décrits sous les apothécies de diverses Peltigéracées

pour qu'il soit inutile que nous nous étendions longuement à leur sujet.

Au-dessus du cortex inférieur plus ou moins désorganisé, mais ici sans relation avec les apothécies, on trouve, dans une région limitée, un plectenchyme du type prosoplectenchymateux de plusieurs épaisseurs de cellules ; au-dessus s'étend une couche épaisse d'Algues vertes identiques à celles de la couche gonidiale ; au-dessus encore vient la médulle et enfin la couche gonidiale ordinaire et le cortex supérieur. Dans les deux couches à gonidies, on trouve, près du plectenchyme le plus voisin, des gonidies de grande taille en voie de division; plus loin, des gonidies de grande taille ne se divisant pas ; enfin, près de la médulle, des gonidies de taille moyenne ; les deux couches à gonidies sont donc identiques, sauf par l'orientation ; les phénomènes de croissance et de division des Algues qu'on pouvait, dans la couche gonidiale ordinaire, croire soumis à l'action prépondérante de la lumière en raison de la position superficielle des Algues qui les présentent, se montrent donc liés à l'action prépondérante d'autres facteurs et peut-être placés sous la dépendance du voisinage des tissus plectenchymateux. L'action sur le Champignon de l'Algue amenée à la face supérieure du thalle est évidente, et la biomorphogénèse est ici aussi marquée que dans les Peltigéracées qui nous ont offert des cas analogues.

CÉPHALODIES DU *Lobaria pulmonacea* ET AUTRES STICTACÉES.

Le *Lobaria pulmonacea* nous a également offert des exemples variés d'associations de ses hyphes avec une Algue différente de celles de la couche gonidiale, avec une algue Cyanophycée; de telles associations sont connues sous le nom de céphalodies.

Les divers types connus de céphalodies y sont presque tous représentés.

Le plus répandu est le type immergé hypogène ou de céphalodie interne d'origine infrathalline. Les céphalodies de cette espèce sont placées dans la médulle, où elles occupent une place assez considérable pour produire une large gibbosité de la face inférieure du thalle. Les Algues bleues, des Nostoca-

cées, y forment une vaste colonie très lobée. Entre les Algues circulent des hyphes de faible diamètre. Les petits lobes sont étroitement enveloppés par des hyphes de faible calibre, aux cellules longues, qui courent parallèlement à leur surface. A la périphérie de la céphalodie des hyphes grossièrement parallèles à son contour général font le passage entre les hyphes précédents et les hyphes ordinaires de la médulle.

Avec ces caractères, les céphalodies internes du *Lobaria pulmonacea* ressemblent beaucoup aux céphalodies immergées que nous (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1920) avons décrites chez les *Solorina saccata* et *crocea* et à celles que nous figurons plus loin chez les *Ricasolia* (Pl. III, fig. 14 ; Pl. IV, fig. 21). Notons cependant que les colonies d'Algues bleues occupent dans ces dernières espèces presque toute l'étendue de la céphalodie, les hyphes enveloppants ne constituant qu'une marge étroite autour d'elles, alors que chez le *Lobaria pulmonacea* les Algues bleues étendent leur action bien plus loin et souvent n'occupent au centre de la céphalodie qu'une place relativement restreinte. Appliquant aux céphalodies la notion de rayon d'activité cécidogénétique, introduite par Houard (1904) à l'occasion des galles dues aux insectes, nous dirons que, chez le *Lobaria pulmonacea*, les Cyanophycées qui causent les céphalodies immergées dans la médulle ont un rayon d'action cécidogène plus étendu que celui des Cyanophycées des céphalodies immergées des *Solorina* et *Ricasolia.*

Les céphalodies immergées dans la médulle du type des précédentes reçoivent parfois le nom de céphalodies endogènes ; c'est une désignation incorrecte ; en fait, de telles céphalodies se développent au sein du Lichen ; elles naissent à sa face inférieure.

On voit se faire à la face inférieure du thalle, sous l'action d'Algues bleues, une croissance des hyphes qui conduit à la formation d'une légère éminence. Les hyphes entourent les gonidies ; celles-ci, se multipliant, sont conduites par la croissance des hyphes jusqu'au sein de la médulle, et la céphalodie acquiert ses dimensions et ses caractères définitifs. Ces phénomènes sont essentiellement les mêmes que ceux qui conduisent à la formation des céphalodies immergées de la médulle

chez les *Ricasolia* et que nous décrivons et figurons plus loin (Pl. III, fig. 13, 14 ; Pl. IV, fig. 20, 21).

Dans certains cas, l'action des Algues à la face inférieure du thalle conduit à la production d'une céphalodie différente des précédentes ; il se fait une céphalodie hypogène comme elles, mais une céphalodie externe, une céphalodie infrathalline. Dans de telles céphalodies, les Algues entrent en dégénérescence et meurent. Ici encore, nous renvoyons à la description détaillée et aux figures (Pl. III, fig. 15; Pl. IV, fig. 19) des céphalodies du même type que nous ont offertes les *Ricasolia.*

Il est une autre forme de céphalodie qui ne paraît pas avoir été rencontrée jusqu'ici. L'Algue pénètre dans le thalle par la face supérieure ; sans provoquer de déformation sensible de la surface, elle modifie le cortex, refoule les éléments de la couche gonidiale. Elle réalise un cas de céphalodie immergée, mais d'origine épigène. Elle est assez voisine de la céphalodie épithalline, déformante, observée par Winter (1877) chez le *Sticta linita*; mais c'est une céphalodie immergée épigène.

Chez le *Sticta aurata*, nous avons aussi rencontré des céphalodies semblables aux céphalodies immergées d'origine hypogène du *Lobaria pulmonacea.*

Rappelons que de nombreuses Stictacées offrent des exemples de céphalodies. Forssell (1884) en signale dans 34 espèces de Stictacées. Chacune résulte d'un phénomène de biomorphogénèse, d'une réaction morphologique des hyphes à l'influence exercée par une algue Cyanophycée.

Des céphalodies immergées semblables à celles que nous avons décrites plus haut ont été rencontrées par nous chez le *Ricasolia herbacea* et le *Ricasolia amplissima* ; dans cette dernière espèce, elles se développent, ainsi que l'a signalé Forssell (1884), en formant à la face supérieure du thalle des arbuscules souvent désignés sous le nom de *Dendriscocaulon.* L'importance que nous avons donnée à l'étude des céphalodies de ces deux espèces leur vaudra, dans cet exposé, à chacune un paragraphe spécial.

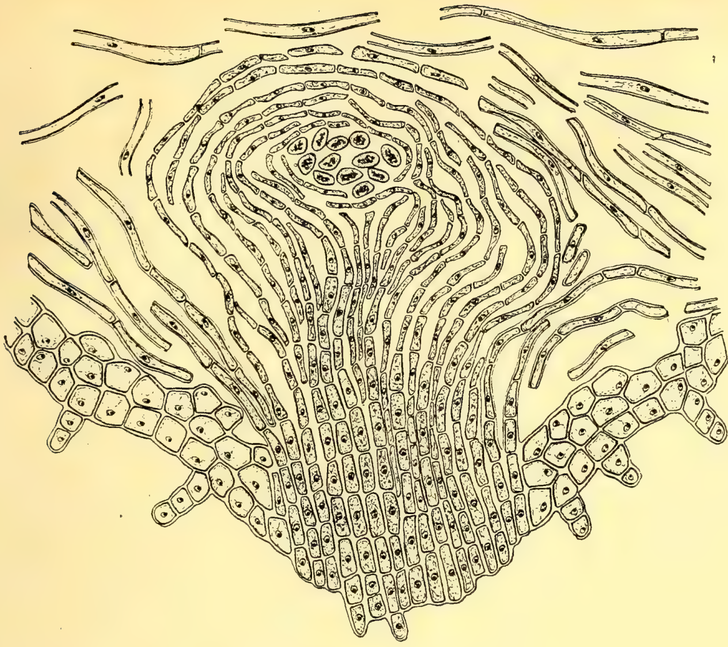
Céphalodies du *Ricasolia herbacea*.

Les Algues qui causent la formation des céphalodies du *Ricasolia herbacea* sont des Cyanophycées, des Nostocacées. Leurs cellules offrent dans leur structure cytologique les caractères des Algues autonomes de ce groupe.

Elles pénètrent dans le thalle du *Ricasolia herbacea* par sa face inférieure ; retenues par les poils du cortex inférieur, elles provoquent leur croissance et sont bientôt entourées par eux. Il peut ainsi se former des protubérances, parfois relativement volumineuses, des céphalodies externes (Pl. III, fig. 15). La périphérie en est occupée par un plectenchyme qui se raccorde avec le plectenchyme cortical, dont il partage les caractères ; leur centre est formé d'un complexe d'hyphes et de gonidies.

Le plus souvent, les Algues sont repoussées dans la médulle (Pl. III, fig. 1) et une saillie peu importante, qui ordinairement disparaît bientôt, marque seule leur point d'entrée ; ce n'est qu'assez rarement qu'elles provoquent la formation d'une protubérance importante avant de pénétrer dans la médulle. En d'autres termes, les céphalodies du *Ricasolia herbacea* sont hypogènes ; le plus souvent, elles deviennent immergées ; elles sont rarement hypothallines ; plus rarement encore, elles ont un caractère mixte, présentant à la fois un tubercule infrathallin et un développement intramédullaire.

Cette description soulève dès maintenant la question de savoir comment progressent les Algues dans la médulle. Forssell (1884), à qui elle s'est posée au cours de l'étude étendue qu'il a faite des céphalodies, admet, sans l'affirmer nettement, que les Algues meurent dans la partie inférieure des colonies, ne se développant que dans la région opposée, la partie du thalle traversée par l'Algue reprenant son aspect primitif. Nous verrons bientôt des Algues des céphalodies frappées de mort, mais ce phénomène n'est pas en rapport avec la progression des colonies d'Algues dans la médulle ; elles subissent une progression passive, du fait des tractions et des pressions qu'elles reçoivent des hyphes qui s'accroissent autour d'elles ;



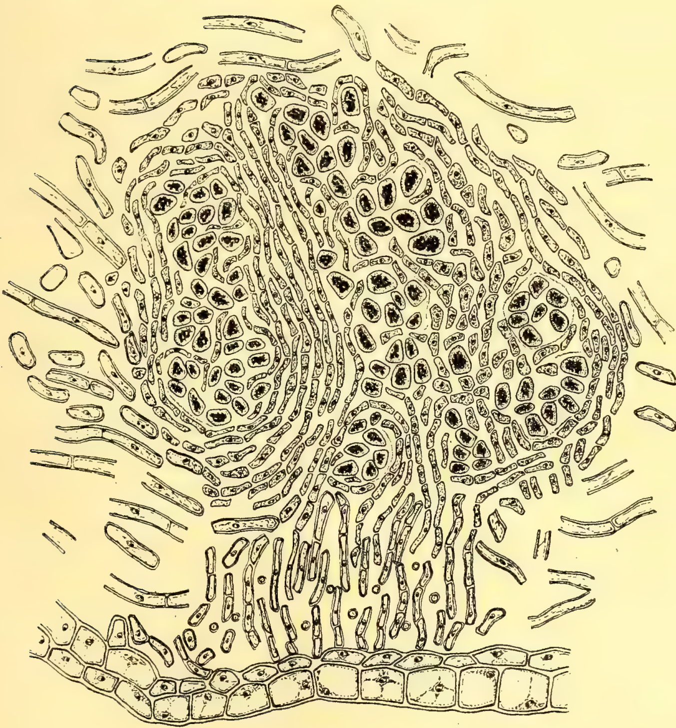


Fig. 17 (en haut). — *Ricasolia herbacea.* — Jeune céphalodie immergée.
g. 18 (en bas). — *Ricasolia herbacea.* — Céphalodie immergée. Gross. : 800.

leurs colonies sont étirées, comprimées, repoussées, divisées en lobes que de nouvelles tractions ou de nouvelles poussées peuvent individualiser.

Au voisinage immédiat des quelques Algues qui constituent la jeune colonie qui vient d'envahir la médulle, les hyphes médullaires prennent un aspect particulier (fig. 17) ; leur contenu s'enrichit, leur diamètre diminue, leurs cellules se divisent et restent plus courtes ; ils cessent de décrire les grandes ondulations propres aux hyphes de cette région du thalle pour suivre un trajet plus sinueux, plus contourné ; ils épousent ainsi le contour général du massif d'Algues, auquel ils constituent bientôt une sorte d'enveloppe de forme arrondie ou ovoïde aplatie. Les cellules ainsi modifiées sont semblables à celles de la couche gonidiale.

Autour de ces hyphes, d'autres au diamètre plus large passent progressivement aux hyphes ordinaires de la médulle.

Du côté de la face inférieure du thalle, les plus extérieurs des hyphes qui entourent les Algues changent leur orientation et se dirigent tous vers le bas. Ils deviennent bientôt des hyphes larges, au protoplasme riche, pourvus dans chaque cellule d'un gros noyau central renfermant un matériel chromatique abondant. Pressés les uns contre les autres, ils se dirigent, parallèles les uns aux autres, perpendiculairement à la surface du thalle et prennent part à la formation d'une légère saillie qui révèle à l'extérieur la présence de la jeune céphalodie. Les cellules les plus périphériques du massif constituent un tissu au caractère plectenchymateux qui, comme le cortex inférieur du thalle, peut former des poils courts. Toutes les cellules fongiques ainsi modifiées sont uninucléées (fig. 17).

A un état plus âgé (Pl. III, fig. 14), la céphalodie se présente sous l'aspect général d'un complexe de gonidies et d'hyphes plongés au sein de la médulle sans laisser voir le plus souvent aucune particularité qui le relie à la face supérieure du thalle.

Les Algues se sont multipliées beaucoup et forment des colonies étendues, lobées, parfois richement lobées, de sorte qu'une coupe d'une colonie unique peut montrer plusieurs territoires gonidiaux séparés les uns des autres par des hyphes.

La céphalodie prend souvent l'aspect général d'un éventail dont les divers rayons marquent l'orientation des lobes les plus importants.

Entre les gonidies d'un même lobe se trouvent des hyphes aux cellules courtes, aux parois minces, au protoplasme riche, pourvues chacune d'un noyau. Les lobes sont séparés les uns des autres par des hyphes appliqués contre eux, épousant leurs contours, aux cellules plus longues que les précédentes, étroites encore, et, comme les précédentes, aux parois minces, au protoplasme riche, et uninucléées (fig. 18).

Tout autour de cette formation s'étend la médulle aux caractères ordinaires, que ses filaments assez larges, au protoplasme assez pauvre et leur orientation générale, parallèle à la surface du thalle, distinguent aisément des hyphes de la céphalodie. Toutefois, du côté du cortex inférieur, il arrive que subsistent des filaments aux caractères déjà médullaire, au protoplasme non riche, mais disposés en files non régulières, perpendiculaires au cortex.

Telles sont dans leurs grandes lignes l'histoire et la structure d'une céphalodie du *Ricasolia herbacea*, au moins dans un certain nombre de cas : il se forme un complexe d'Algues et d'hyphes, plongé dans le sein de la médulle ; il en occupe fréquemment une grande partie, et il est ordinairement assez volumineux pour qu'une large gibbosité de la face inférieure du thalle en marque l'existence.

Mais le plus souvent les phénomènes de dégénérescence qui frappent les Algues viennent altérer la structure que nous avons décrite et mettre un terme à l'évolution que nous avons suivie.

Le phénomène le plus apparent, dans un examen au faible grossissement, est la mort de l'Algue. La dégénérescence ne frappe généralement pas d'emblée les Algues de la céphalodie tout entière ; c'est lobe par lobe qu'elle exerce son action ; certains lobes restent sains alors que la dégénérescence a déjà éprouvé les voisins.

Dans un même lobe en voie de dégénérescence, on observe la coexistence d'éléments sains et d'autres déjà frappés de mort.

L'Algue diminue de taille, son contenu disparaît ; son enveloppe vidée se flétrit, se colore d'une manière uniforme ; au terme de la dégénérescence, elle se présente comme un débris colorable sous la forme d'un résidu linéaire ; il n'en



Fig. 19. — *Ricasolia herbacea.* — Céphalodie hypothalline avec Algues mortes. Gross.: 666.

subsiste bientôt que des traces à peine reconnaissables qui disparaissent enfin.

En même temps que les Algues dégénèrent et meurent, les hyphes avoisinants se transforment : leur protoplasme s'appauvrit ; les hyphes les plus proches des gonidies frappées de mort se pressent les uns contre les autres, prennent l'aspect d'un plectenchyme aux cellules de petite taille, les hyphes

plus éloignés affectant celui d'un plectenchyme aux cellules assez grandes.

Ainsi, dégénérescence et disparition des Algues, transformation des éléments les plus proches de ces derniers en un tissu d'aspect plectenchymateux aux cellules de petite taille, transformation des hyphes qui entourent les précédents en

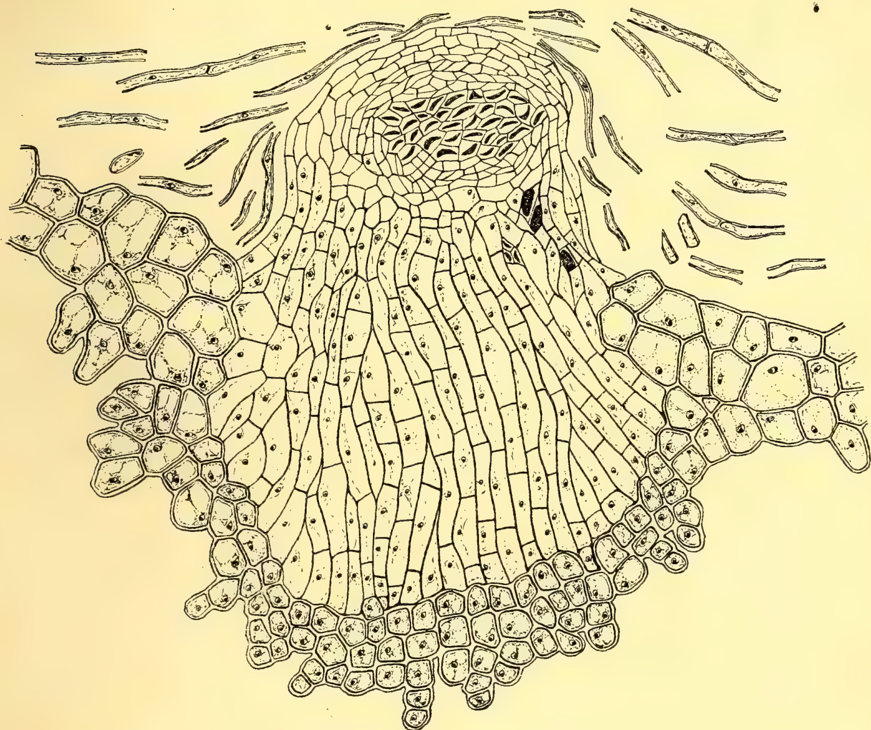


Fig. 20.— *Ricasolia herbacea.*— Jeune apothécie immergée avec Algues mortes. Gross.: 800.

un tissu d'apparence plectenchymateuse aux cellules assez grandes dont le protoplasme s'appauvrit beaucoup, telles sont les modifications que subit dans ses diverses parties une céphalodie frappée de dégénérescence.

Ces divers phénomènes ont lieu dans des céphalodies à tous les stades de leur développement.

Ils sont d'existence générale dans les céphalodies infrathallines (fig. 19, et Pl. III, fig. 15), à tel point que nous avons rarement observé de telles céphalodies qui n'en soient pas atteintes plus ou moins profondément.

Fréquemment ils se produisent dans la céphalodie encore jeune (fig. 20, et Pl. III, fig. 16). Celles qui ont échappé à ces phénomènes de dégénérescence pendant leur jeunesse en sont souvent atteintes lorsqu'elles sont parvenues à un état de développement plus ou moins avancé (Pl. III, fig. 17). La dégénérescence frappe souvent la face inférieure d'abord et gagne les divers lobes les uns après les autres (Pl. III, fig. 18).

Il peut se faire cependant que certaines céphalodies échappent à ces phénomènes de dégénérescence ou au moins que ceux-ci ne les atteignent que très tardivement.

Nous avons, dans les pages qui précèdent, exposé l'histoire du développement des céphalodies du *Ricasolia herbacea* en nous servant du langage couramment usité pour parler de ces formations ; implicitement, nous avons considéré une céphalodie comme un tout, soit vis-à-vis du Lichen qui la renferme, soit vis-à-vis des hyphes et des Algues qui la constituent. Il peut être suggestif de restituer aux éléments de la céphalodie leur valeur propre ; nous nous proposons de reprendre brièvement l'histoire des céphalodies du *Ricasolia herbacea* en nous servant d'un langage qui mette en lumière l'antagonisme qui s'exerce au sein du complexe céphalodial entre l'Algue et le Champignon et que le langage précédemment employé n'a pas suffisamment exprimé. Ce langage nouveau, la théorie dont nous avons indiqué les grandes lignes au début de ce chapitre va nous le fournir.

Nous avons en présence un Champignon, celui du *Ricasolia herbacea*, et une Algue infectieuse, une Nostocacée. C'est à la face inférieure du *Ricasolia* que se fait l'infection. La Nostocacée provoque parfois à son entrée dans le *Ricasolia* une réaction qui se traduit par la formation de tissus nouveaux constituant un tubercule infrathallin. Lorsque le Lichen ne localise pas dès le début l'agent infectieux dans un tubercule, l'Algue pénètre dans la médulle et s'y développe ; elle provoque autour d'elle la formation de tissus spéciaux, de biomorphoses, et peut séjourner plus ou moins longtemps, peut-être très longtemps, dans le thalle du *Ricasolia*; mais souvent, plus ou moins rapidement, les tissus ainsi formés entrent en dégénérescence, et celle-ci s'accompagne de la mort, de la

disparition totale de l'Algue infectieuse. Sans vouloir pousser jusqu'à ses limites extrêmes la comparaison de l'infection du *Ricasolia* par la Nostocacée et de l'infection d'un être supérieur par une bactérie, on peut toutefois penser que la production de tissus nouveaux a pour le *Ricasolia* la valeur d'une réaction de défense ; on ne niera pas en tout cas que la formation de tubercules infrathallins arrête en général dès le début les progrès de l'invasion de la Nostocacée ; quant à la mort des Algues dans les céphalodies âgées, elle paraît bien en rapport avec les transformations subies par les hyphes de nouvelle formation qui les environnent.

L'intérêt de cette nouvelle manière d'exposer l'histoire des céphalodies du *Ricasolia herbacea* est de nous montrer aux prises l'un avec l'autre une Algue et un Champignon ; elle met en évidence le caractère pathologique de l'association qu'ils contractent ; elle exprime dans un langage adéquat aux faits les différentes phases d'une maladie causée à un Champignon par une Algue. Ses débuts sont ceux d'une infection ; ses progrès sont marqués par l'invasion des tissus du Champignon par les cellules de l'Algue ; les réactions morphologiques du Champignon mettent parfois un frein à cette invasion ; la mort de l'Algue, sa résorption marquent pour le Champignon la guérison complète, sauf la présence d'un massif plectenchymateux, qui indique, comme une cicatrice, le théâtre de la lutte des deux organismes. Si la mort de l'Algue a lieu de bonne heure, la guérison est rapide, l'infection revêt un caractère aigu ; dans le cas contraire, la guérison est ajournée, on a affaire à une maladie chronique.

Le *Ricasolia amplissima* va maintenant nous offrir un exemple de maladie dont les prémices sont exactement les mêmes que dans l'espèce précédente, mais dont l'issue sera, en général, totalement différente.

Céphalodies et formations dendriscocauléennes du *Ricasolia amplissima*.

On trouve à la surface du thalle du *Ricasolia amplissima* des formations spéciales, des arbuscules touffus, aux rami-

fications nombreuses, et qui atteignent une hauteur de 1, 2 centimètres et davantage. Elles ne manquent presque jamais, au moins sur les thalles de nos régions ; toutefois nos échantillons récoltés dans les Vosges (au Saint-Mont, près de Remiremont) n'en présentaient pas. Ces productions ont attiré de bonne heure l'attention des lichénologues. « De nombreux paquets d'un vert noirâtre sont épars sur ses frondes, surtout au centre, dit Delise (1822) en parlant du *Ricasolia amplissima* ; ce sont des pulvinules qui se développent extraordinairement et prennent la forme de petites arborisations dont les extrémités deviennent obscures... Ces pulvinules ont quelque ressemblance avec plusieurs Lichens du genre *Stereocaulon.* » La ressemblance de ces formations avec des Lichens s'est imposée aux lichénologues plus récents, et Nylander a accrédité l'opinion qu'elles ne sont autre chose que les thalles d'un Lichen parasite, d'ailleurs susceptible de mener une vie autonome. Nylander (1876) le rapporte à une Collémacée voisine du *Leptogium lacerum* ; il a été désigné sous les noms de *Cornicularia umhauensis* ou encore de *Dendriscocaulon bolacinum,* et c'est ce dernier nom qui lui est ordinairement attribué.

Cependant Forssell (1884) vit dans les formations fruticuleuses du thalle du *Ricasolia amplissima* des céphalodies nées en position hypothalline et devenues épithallines. Toutefois, il suffit de lire ce qu'en dit un des auteurs qui en ont le plus récemment parlé (Harmand, 1909, p. 714) pour se rendre compte qu'un trouble persiste dans l'esprit des lichénologues sur la nature ou l'origine de ces formations.

Leur histoire est intimement liée, ainsi que l'avait bien vu Forssell, à celle des céphalodies du *Ricasolia amplissima.*

C'est encore une Cyanophycée de la famille des Nostocacées qui pénètre dans le thalle du *Ricasolia amplissima* et y prend part à la formation de céphalodies. Sa taille est un peu supérieure à celle des Nostocacées des céphalodies du *Ricasolia amplissima* ; ses caractères généraux sont les leurs.

C'est encore par la face inférieure que la pénétration de la Nostocacée a lieu, et les premiers phénomènes de morpho-

génèse qu'elle provoque dans le thalle sont les mêmes que chez le *Ricasolia herbacea.*

Parfois une protubérance importante se fait à la face inférieure du thalle ; elle constitue une céphalodie infrathalline (Pl. IV, fig. 19).

Plus souvent l'Algue pénètre dans la médulle : la jeune colonie s'entoure d'hyphes au calibre étroit, au protoplasme riche, tandis que, sous elle, des hyphes parallèles se dirigent vers le cortex inférieur, où leurs extrémités prennent part à la formation d'une légère protubérance (Pl. IV, fig. 20). L'aspect est exactement le même que celui offert par le *Ricasolia herbacea* au stade correspondant de l'histoire de ses céphalodies.

Plus tard (Pl. IV, fig. 21), les Algues, se multipliant beaucoup, forment une colonie volumineuse et bientôt lobée ; des hyphes de petit calibre circulent entre les gonidies ; d'autres cheminent à la surface des lobes, en épousant assez étroitement les contours ; la structure est encore celle d'une céphalodie de *Ricasolia herbacea* à un état déjà avancé de développement. Comme chez le *Ricasolia herbacea*, des phénomènes de dégénérescence peuvent venir interrompre l'évolution des céphalodies. Ils frappent de la même façon que chez le *Ricasolia herbacea* les Algues et les hyphes environnants. Les Algues meurent comme dans l'espèce précédente, et les hyphes présentent exactement les mêmes aspects plectenchymateux que chez cette dernière.

Cependant, le plus souvent, la céphalodie du *Ricasolia amplissima* connaît une autre destinée.

Tout d'abord elle s'accroît et acquiert des dimensions que n'atteignaient pas celles du *Ricasolia herbacea.*

En même temps, elle s'élève dans la médulle et atteint la couche gonidiale ; elle provoque à son voisinage une croissance du thalle qui se traduit par une légère protubérance de la face supérieure et par l'appauvrissement de la couche gonidiale en gonidies. Puis, rompant la couche gonidiale et le cortex, elle fait irruption au-dessus de ce dernier, se développe beaucoup, se ramifie et fournit là les formations dont nous avons parlé au début de ce paragraphe (Pl. IV, fig. 22, 23, 24).

On peut distinguer dans chacune des arborisations dendriscocauléennes un tronc, des rameaux de gros diamètre, des ramifications plus petites.

La base du tronc est constituée à la périphérie par le cortex primitif du thalle du *Ricasolia amplissima* soulevé lors de l'éruption de la masse céphalodiale ; sa surface est lisse ; sa structure est celle d'un paraplectenchyme qui devient prosenchymateux dans les couches superficielles. Sous lui viennent des gonidies vertes qui prennent part à la formation d'une couche gonidiale qui continue celle du thalle. Au centre, on trouve des hyphes aux parois épaisses, au calibre interne étroit, aux cellules allongées ; ils cheminent serrés, parallèles au tronc, et vont en ondulant se perdre, d'une part, dans la médulle, d'autre part, dans les grosses ramifications des arbuscules.

Plus haut, le tronc change de caractère ; sa surface cesse d'être lisse et des gonimies se substituent aux gonidies. Son cortex rappelle celui du thalle, mais sa surface est irrégulière; ses cellules se prolongent en poils nombreux, formés chacun d'une file de cellules isodiamétriques, uninucléées et ramifiées. Sous le cortex, on trouve des hyphes divers, des hyphes étroits, serrés, parallèles à l'axe du tronc, qui réunissent la médulle du *Ricasolia* aux rameaux de l'arbuscule, des hyphes plus larges, lâches, au caractère arachnoïde, qui accompagnent les colonies d'Algues bleues. Celles-ci ne forment pas une couche gonidiale continue, mais sont éparses, pourtant plus nombreuses vers la périphérie du tronc.

Plus haut encore, le tronc se ramifie, généralement en grosses branches très divergentes où se retrouve la structure que nous venons de décrire et qui se divisent bientôt en ramuscules eux-mêmes plusieurs fois ramifiés.

Les petites ramifications, nées parfois du tronc lui-même, souvent dichotomes, présentent à la périphérie un cortex plectenchymateux pourvu de poils ; il entoure un axe formé de gonimies, souvent en files disposées en éventail, et séparées par des hyphes parallèles, à gros calibre, et par de rares hyphes à calibre interne petit ; le tout constitue une formation pleine.

Enfin, les toutes dernières ramifications sont formées

exclusivement de filaments parallèles ou en éventail séparant des files d'Algues bleues ; elles ne présentent pas de cortex. Les cellules fongiques sont uninucléées, à protoplasme riche, pourvu de nombreux grains chromatiques. Les filaments de la périphérie sont à parois un peu plus épaissies que les autres.

Les formations dendriscocauléennes du *Ricasolia amplissima* se présentent donc comme un complexe d'hyphes et d'Algues affectant la forme d'arbuscules et offrent un aspect général qui rappelle celui de plusieurs Lichens fruticuleux. Leur structure n'est pas celle des *Leptogium*, ainsi que Harmand (1909, p. 715) l'a déjà indiqué. L'erreur commise par les auteurs anciens est cependant très instructive ; elle nous montre que l'action d'une Algue sur un Champignon peut provoquer la formation de biomorphoses assez semblables à un Lichen pour que des lichénologues exercés puissent s'y être mépris.

A un certain point de vue, d'ailleurs, on peut dire que c'est un nouveau Lichen qui prend naissance, résultant de l'union des hyphes du *Ricasolia amplissima* et d'une Nostocacée. Le Champignon du *Ricasolia*, celui dont nous connaissons les spermogonies, les ascogones, les apothécies, les ascospores, que nous savons caractériser indépendamment des Algues auxquelles il s'unit et des biomorphoses qu'elles y déterminent, est susceptible, en présence de deux Algues différentes, de fournir deux Lichens d'aspect très dissemblable : avec une Chlorophycée, il forme un Lichen foliacé, dont la structure est stratifiée ; avec une Nostocacée, il fournit un Lichen fruticuleux, de structure tout à fait différente.

On peut certes hésiter à reconnaître une Stictacée dans les arbuscules du *Dendriscocaulon* ; cependant leurs branches ultimes, quand on les examine à un fort grossissement, ne sont pas sans rappeler les ramifications offertes par les isidies. Cette ressemblance a sans doute frappé Krempelhuber (cité par Harmand, 1919, p. 715), qui attribue les *Dendriscocaulon* à des formes anormales du *Stictina fuliginosa*. Un arbuscule dendriscocauléen, si on considère sa structure, est assez comparable à une isidie géante ; si on considère son origine, la

comparaison avec une isidie ne se poursuit pas ; il y a effraction du cortex supérieur par un complexe algofongique comparable à une couche gonidiale, puis, plus tard, formation à sa surface d'un cortex qui se relie au cortex ordinaire ; un corpuscule dendriscocauléen se présente donc comme une gigantesque papille semblable à l'origine à une papille sorédiale. Pour appuyer cette comparaison entre les papilles sorédiales et les formations dendriscocauléennes, nous dirons que nous avons rencontré une formation d'origine sorédiale et analogue à un tronc dendriscocauléen chez le *Lobarina scrobiculata* : la surface du thalle montrait un gros tronc, occupé à la périphérie par un cortex tapissé par une couche gonidiale, au centre par des filaments médullaires ; le tout se terminait à la partie supérieure par un bouquet de sorédies. Les Algues de cette grosse papille sorédiale étaient les mêmes que celles de la couche gonidiale ; on peut la considérer comme un *Dendriscocaulon* homosymbiotique.

A un autre point de vue, mettant en évidence le caractère infectieux de la Nostocacée vis-à-vis du *Ricasolia amplissima*, et considérant les nouveaux tissus dont elle provoque la formation comme des biomorphoses, nous exprimerons de la façon suivante, dans le langage de la pathologie, l'histoire des formations dendriscocauléennes de ce *Ricasolia*.

L'Algue infectieuse, une Nostocacée, provoque chez le *Ricasolia amplissima* une maladie dont les premiers symptômes sont exactement les mêmes que ceux de la maladie du *Ricasolia herbacea* précédemment étudiée; un pathologiste qui ne connaîtrait que cette dernière annoncerait pour l'un et pour l'autre cas une même issue : la transformation plus ou moins proche des hyphes les plus voisins des Algues en un tissu d'aspect plectenchymateux, la mort et la disparition totale des gonidies, la guérison du Champignon qui ne conserverait comme seul indice morphologique de la maladie qu'une cicatrice plectenchymateuse. Il en est bien ainsi chez le *Ricasolia herbacea*; c'est quelquefois le cas chez le *Ricasolia amplissima* ; mais la maladie qu'on eût dit parvenue près du terme de son évolution se prolonge. L'Algue se développe beaucoup, détermine autour d'elle de nouvelles biomor-

phoses et en particulier des formations richement ramifiées qui épanouissent leurs rameaux à la face supérieure du thalle. La maladie ne se termine plus, comme chez le *Ricasolia herbacea*, par la suppression de l'Algue infectieuse, mais elle se poursuit par la formation d'un complexe de forme particulière où coexistent le Champignon et l'Algue.

Comparant, toujours avec le langage qu'emploierait un pathologiste, les deux cas offerts par le *Ricasolia herbacea* et par le *Ricasolia amplissima*, on peut dire que les Champignons de l'un et l'autre Lichen sont atteints par la même maladie, qui se termine par la guérison dans le premier cas et devient une maladie chronique dans le second. Nous sommes ainsi amenés à dire que la même maladie atteint deux organismes inégalement résistants et que, suivant l'immunité plus ou moins grande des Champignons, la virulence plus ou moins grande des Algues infectieuses, la maladie évolue de l'une ou l'autre façon ; introduisant dans l'étude des rapports des Algues et des Champignons ces notions nouvelles d'immunité et de virulence, nous voyons s'ouvrir devant nous un champ de recherches nouveau.

Dès maintenant, nous pouvons nous demander si des *Ricasolia amplissima* mieux armés contre des Algues infectieuses que le sont la plupart des *Ricasolia* de cette espèce ou attaqués par des Algues de faible virulence ne sauraient pas s'opposer à l'établissement d'une maladie chronique et lutter avec succès contre les gonimies, comme le fait le *Ricasolia herbacea*. Nous avons effectivement observé ce cas ; il se produit, rarement il est vrai, dans les *Ricasolia amplissima* ordinaires, porteurs de *Dendriscocaulon*, où nous avons vu exceptionnellement des céphalodies immergées arrêtées dans leur développement, ainsi que nous l'avons dit plus haut ; mais il devient la règle dans les thalles de *Ricasolia amplissima*, qui sont exempts de *Dendriscocaulon* ; nous avons étudié à ce point de vue les *Ricasolia amplissima* que nous avons récoltés au Saint-Mont, près de Remiremont, et où nous n'avons pas constaté la présence du *Dendriscocaulon* ; les phénomènes sont identiques à ce qu'ils sont chez le *Ricasolia herbacea*.

Inversement, n'est-il pas possible que se rencontrent un

Ricasolia herbacea au Champignon peu résistant et une Algue assez virulente pour provoquer chez ce Lichen des formations dendriscocauléennes semblables à celles du *Ricasolia amplissima*? Ces formations n'ont jamais été rencontrées à la surface du thalle du *Ricasolia herbacea*. On peut prévoir qu'on les y rencontrera. En effet, le thalle du *Ricasolia herbacea* renferme parfois des céphalodies immergées de taille assez considérable et qu'aucun phénomène de dégénérescence n'atteint ; on peut croire que la guérison est dans ce cas ajournée à une date lointaine et que l'état de maladie chronique est réalisé; ce cas ne comporte cependant pas les biomorphoses si remarquables que provoque la maladie chronique chez le *Ricasolia amplissima*, mais nous avons vu une fois chez le *Ricassolia herbacea* une céphalodie immergée écarter les éléments de la couche gonidiale et ceux du cortex, comme le font les céphalodies du *Ricasolia amplissima*, mais sans cependant qu'il y ait eu éruption du complexe céphalodial; il y a eu seulement une ébauche du phénomène qui, chez le *Ricasolia amplissima*, donne naissance au *Dendriscocaulon*, une ébauche dendriscocauléenne.

La présence de céphalodies immergées aux Algues frappées de mort chez certains *Ricasolia amplissima*, la tentative d'éruption du complexe céphalodial chez un *Ricasolia herbacea* constituent des termes de passage entre l'état que réalise ordinairement le *Ricasolia herbacea*, aux céphalodies jamais érumpantes et à évolution bientôt arrêtée, et celui offert par le *Ricasolia amplissima*, aux céphalodies durables épanouies en arbuscules éruptifs. Le langage des pathologistes exprime commodément les nuances qui séparent les différentes manières dont se comportent les uns vis-à-vis des autres les Champignons des *Ricasolia* et les Algues de leurs céphalodies.

L'état de maladie chronique réalisé dans le *Dendriscocaulon* est un état de lutte permanente ; au sein du complexe dendriscocauléen, la victoire est indécise : parfois l'Algue se développe et, provoquant la croissance des hyphes voisins auxquels elle imprime des caractères spéciaux, elle détermine la poussée de nouvelles ramifications : parfois, par places limitées, on observe dans les formations dendriscocauléennes des

Algues mortes, marquant le lieu d'un succès limité du Champignon.

Il arrive qu'au cours d'une bataille, lorsque les deux armées en présence ont mis aux prises toutes leurs réserves, aucune d'elles n'emporte plus d'avantages marqués, aucune ne réussit à affirmer sa supériorité ; sur quelques points étroitement limités, des escarmouches se livrent, mais, à part ces engagements de détail, l'action générale s'arrête, la ligne de front se stabilise. Cette situation reste inchangée jusqu'à ce que de nouveaux éléments de lutte interviennent de l'un ou l'autre côté. C'est à cette situation d'attente, qui n'a ni le calme serein de la paix ni la fièvre des combats, que nous comparerons volontiers la lutte que se livrent dans le complexe dendriscocauléen les hyphes et les gonidies. C'est elle également qui nous paraît réalisée dans le complexe qui forme le thalle ordinaire des Lichens et où des Algues et des Champignons sont unis dans un état de tolérance mutuelle qui constitue la symbiose lichénique.

La symbiose lichénique.

Nous avons, dans les pages qui précèdent, étudié différents aspects offerts par la symbiose lichénique. On considère généralement l'état de symbiose comme une heureuse condition, où deux organismes tirent d'une association fructueuse des avantages multiples ; on décrit avec complaisance, pour ce qui est des Lichens, les avantages nutritifs réciproques obtenus par les hyphes et par les gonidies du fait de leur association ; ce bilan est prématuré ; une connaissance plus parfaite de la physiologie des Algues et des Champignons engagés dans l'union lichénique en renversera peut-être les termes. Les pages précédentes ont fait, tout au contraire, ressortir l'antagonisme des deux constituants du complexe lichénique et nous ont offert tous les passages entre le cas où une incompatibilité absolue a lieu entre une Algue et un Champignon et celui où une tolérance mutuelle donne l'illusion d'une symbiose harmonieuse.

Les céphalodies où la dégénérescence et la mort de l'Algue

sont immédiates ou au moins précoces sont des associations éphémères ; le complexe algofongique n'occupe jamais dans ces cas qu'une étendue limitée; sa formation apparaît comme un phénomène exceptionnel.

Dans les céphalodies où la dégénérescence n'atteint que tardivement les gonidies, le complexe céphalodial s'étend davantage dans l'espace comme dans le temps.

Lorsque la mort des Algues est ajournée à une époque lointaine, l'affection devient durable, chronique. Elle revêt en particulier ce caractère dans les céphalodies de grande taille immergées dans la médulle du *Ricasolia herbacea*, et il est pleinement réalisé dans les céphalodies arbusculeuses du *Ricasolia amplissima* ; là, c'est au contraire la mort des Algues qui apparaît accidentelle, l'association est durable. S'il est vrai, comme l'affirment les lichénologues, que le *Dendriscocaulon* puisse mener une vie indépendante du *Ricasolia amplissima*, les caractères de l'association qu'il constitue sont identiques à ceux d'un Lichen quelconque.

Nous passons ainsi du cas d'une symbiose éphémère, limitée, facultative, à celui d'une symbiose durable, étendue, et à certain point de vue nécessaire.

Nous avons décrit ailleurs (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1921) comment, chez les *Solorina saccata* et *crocea*, ces deux mêmes types de symbiose se relient l'un à l'autre.

La série offerte par les Stictacées, comme celle que nous avons suivie chez les *Solorina*, nous conduit à voir dans la symbiose lichénique une association qui ne diffère pas essentiellement d'une association antagonistique, celle que lient un organisme et l'agent d'une maladie infectieuse qui le frappe; mais, grâce à la tolérance des deux organismes, aucun ne réussissant à affirmer sa supériorité, la maladie devient chronique, et la symbiose paraît harmonieuse. Ce n'est sans doute qu'à la suite d'une évolution peut-être longue que les Algues et les Champignons qui constituent un Lichen déterminé sont parvenus à la condition qui permet leur vie commune.

On se tromperait d'ailleurs en croyant que l'adaptation des deux associés l'un à l'autre est parfaite. Il arrive en effet que

la lutte que se livrent les deux organismes, accidentellement et dans des régions limitées du thalle, se termine par la mort des Algues; il en est ainsi assez fréquemment chez le *Lobarina scrobiculata*, le *Ricasolia herbacea*, le *Stictina limbata*, et aussi lors de la formation des sorédies dans cette dernière espèce. A ce point de vue, les phénomènes offerts par le thalle ordinaire d'un Lichen sont identiques à ceux que nous avons rencontrés chez le *Dendriscocaulon.*

La présente étude, en précisant les caractères des rapports que contractent les hyphes et les gonidies des Lichens, confirme la théorie à laquelle nous avait conduit l'étude des biomorphoses des Peltigéracées : le Champignon d'un Lichen se présente avec les caractères d'un organisme affecté dans sa morphologie par un agent infectieux déformant, une Algue. L'histoire d'une association lichénique se laisse décrire comme celle d'une maladie contagieuse, marquée par l'invasion, les progrès, les échecs, la mort de l'agent infectieux, les réactions morphologiques, les rispostes défensives de l'organisme attaqué. Suivant la virulence et l'immunité relatives des deux adversaires, la lutte est de courte durée, et l'association est éphémère — ou le conflit s'éternise, et l'association, maintenant durable, offre les apparences d'une harmonieuse symbiose.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous nous proposons de réunir ici les principaux résultats des recherches que nous venons d'exposer et de présenter les principales conclusions auxquelles l'étude des Stictacées nous a conduit.

Le présent mémoire renferme tout d'abord l'étude détaillée de la structure histologique du thalle de 11 espèces de Stictacées. Une remarquable *uniformité de structure* se manifeste chez toutes, à tel point que la famille entière pourrait être considérée comme un *grand genre* dans lequel les groupements ordinairement admis n'auraient qu'une valeur subgénérique. Nous avons consacré une longue étude aux caractères histologiques qui séparent les espèces ; elle nous a conduit à dresser le tableau qui termine le chapitre premier et qui indique comment se groupent les différentes espèces les unes par rapport aux autres. Parmi les points que nous avons spécialement examinés, citons les diverses manières d'être des plectenchymes corticaux, la valeur différente des formations désignées sous le nom d'épithalle, la structure des isidies et des folioles isidiales, celle des cyphelles et des pseudocyphelles, la forme et la structure des poils et des crampons.

L'étude cytologique des cellules qui constituent le thalle des Stictacées nous a fourni les résultats suivants : *Les éléments incolores des Stictacées*, qu'ils forment des filaments distincts, ou qu'ils soient organisés en tissus massifs, *ont la structure des éléments des Champignons* ; leurs cellules sont, d'une manière générale, uninucléées ; dans les tissus massifs, des plasmodesmes peuvent se montrer entre les protoplasmes des cellules contiguës. *Les éléments colorés en vert ont*, *les uns la structure des algues Chlorophycées*, *les autres la structure des algues Cyanophycées.* Les premiers ont des cellules arrondies,

au chromatophore étendu, pourvues d'un noyau ; pour se reproduire, elles se divisent en 4 à 8 cellules filles de forme pyramidale ; elles manquent de pyrénoïde. Les éléments semblables à des Cyanophycées ont des caractères de Nostocacées ; ils sont dépourvus de chromatophore ; ils possèdent dans leur protoplasme périphérique des grains de cyanophycine, au centre, un corps central avec un chromidium, des corpuscules métachromatiques, un corps nucléoliforme.

Un second chapitre de ce travail a été consacré aux *appareils reproducteurs des Stictacées.* Ils comprennent des *sorédies*, des *spermogonies* et des *apothécies.*

Nous avons reconnu chez le *Lobaria pulmonacea* un mode de formation *in situ* des sorédies, dans la partie supérieure de la couche gonidiale encore recouverte par le plectenchyme cortical ; à la formation des sorédies, nous avons rattaché celle des folioles sorédiales et celle des papilles sorédiales.

Nous avons étudié la structure des *spermogonies* et réuni des documents sur la *structure de l'apothécie âgée* et sur les *états initiaux de son développement.* L'apothécie débute par un *ascogone*, qui se présente sous la forme d'un *peloton aux cellules uninucléées*, duquel s'élève vers le cortex un *trichogyne aux cellules uninucléées*; ce dernier chemine en se ramifiant entre les cellules du parenchyme cortical et fait saillie à la surface du thalle. *Le trichogyne dégénère* bientôt *sans que nous ayons jamais observé sa copulation avec des spermaties.* Souvent, l'ascogone avorte, se transforme en un plectenchyme. Cet *avortement de l'ascogone*, très fréquent chez les espèces pourvues d'apothécies, est général dans les thalles stériles des espèces capables de fructifier et dans les thalles toujours stériles des espèces dont on ne connaît pas les apothécies ; *il explique la stérilité ordinaire ou totale* des thalles de maintes Stictacées.

Enfin, dans un dernier chapitre, nous avons étudié le développement et la structure des céphalodies de diverses Stictacées. Nous avons en particulier décrit, chez le *Lobaria pulmonacea*, une *forme nouvelle de céphalodie, épigène et immergée.* En outre, comparant la formation des céphalodies à un *phénomène infectieux*, nous avons suivi l'évolution d'une même

maladie dans deux Lichens voisins. C'est une Algue, une Nostocacée qui la cause ; elle s'introduit dans la médulle par la face inférieure du thalle, y provoque des *biomorphoses* que nous avons décrites en détail : elles se présentent comme le résultat d'une *réaction morphologique* des hyphes, qui offre parfois un évident caractère de *réaction défensive.* Dans l'une des espèces étudiées, tôt ou tard, apparaissent, en général, dans les tissus nouvellement formés, des *phénomènes de dégénérescence* qui s'accompagnent de la *mort* et de la *résorption totale de l'Algue infectieuse.* Chez l'autre, les mêmes phénomènes ont lieu parfois, et la *lutte entre l'Algue et le Champignon* se termine comme précédemment par la *victoire de ce dernier.* Mais, en général, ils font défaut ou n'ont lieu qu'en des régions limitées. Les tissus dont l'Algue a provoqué la formation et l'Algue elle-même rompent le cortex supérieur du Lichen, font éruption à sa face supérieure et s'y développent en un *arbuscule* abondamment ramifié ; son aspect est celui d'un Lichen fruticuleux, à tel point que des Lichénologues exercés, méconnaissant son origine, l'ont rapporté à un groupe de Lichens tout à fait différent des Stictacées ; ils en ont fait une Collémacée voisine des *Leptogium* et l'ont désigné sous le nom de *Dendriscocaulon bolacinum.* La formation du complexe dendriscocauléen vaut à la maladie que nous étudions une issue qu'elle ne connaissait pas dans la première espèce : au lieu de la victoire du Champignon sur l'Algue, nous voyons s'établir un *régime d'hostilité contenue* qui réalise un *état de maladie durable.*

Pour la commodité de l'exposition, nous avons réparti dans trois chapitres distincts les faits précédents. Toutefois, il est aisé de voir que ces trois chapitres ne sont pas indépendants les uns des autres, et nous nous proposons de mettre en lumière les idées générales qui se dégagent des faits qui y sont consignés.

Au-dessus des questions particulières, spéciales aux Stictacées, propres à tel ou tel détail de leur organisation, un grand problème domine l'ensemble de notre sujet ; il s'est posé à nous avec toute son ampleur, dans toute sa généralité, au début de nos recherches sur les Lichens; il a toujours été

présent à notre pensée au cours de notre travail, c'est celui de la nature des Lichens. *Qu'est-ce qu'un Lichen?* Est-ce un organisme autonome, suivant une opinion ancienne que les lichénologues récents n'ont abandonnée qu'à regret et qu'on cherche à faire revivre aujourd'hui? Faut-il y voir avec Schwendener, Bornet, pour ne citer que les plus célèbres des fondateurs de la nouvelle doctrine, des organismes doubles, résultant de l'union, de la symbiose d'une Algue et d'un Champignon? Nos observations sont en faveur de cette dernière opinion ; l'étude histologique et l'étude cytologique des éléments incolores et des gonidies de nos Lichens assurent l'identité des premiers avec des Champignons, celle des secondes avec des Algues; c'est l'argument de Schwendener fortifié par le secours des techniques et des acquisitions modernes de l'histologie et de la cytologie. Quant à l'argument de Bornet : les rapports morphologiques entre les hyphes et les gonidies sont ceux qu'on attribuerait *a priori* à deux organismes vivant en symbiose, nous le complétons en disant : leurs rapports morphogéniques sont ceux que présentent deux organismes dont l'un provoque chez l'autre des réactions morphologiques conduisant à la formation de biomorphoses.

Un Lichen résultant de la symbiose de deux organismes, la question se pose : *quels sont les constituants du complexe lichénique?* L'un d'eux est une Algue, semblable par la structure aux Algues Chlorophycées ou aux Algues Cyanophycées. Les Algues des Lichens présentent avec celles qui vivent en liberté une si parfaite identité morphologique qu'on est tenté de croire qu'elles ne sont que momentanément engagées dans l'association lichénique ; on sait qu'elles peuvent la quitter et mener une vie autonome; on pense qu'elles peuvent contracter à nouveau une union symbiotique, mais on ne sait pas si elles ne perdent pas, au bout de quelque temps, la possibilité de le faire, comme les bactéries pathogènes, cultivées dans un milieu banal, perdent leur virulence et cessent de pouvoir infecter les animaux dont on les a séparées.

L'autre élément du complexe algofongique est un Champignon. Nous ne le connaissons pas hors de l'état de symbiose ; nous admettons qu'il a perdu la possibilité de mener, dans les

conditions ordinaires, une vie autonome, et nous sommes réduits à des conjectures sur ce qu'il était dans ce dernier état. Ses caractères les plus aisément visibles permettent difficilement de le comparer à tel ou tel champignon autonome ; ses tissus, modifiés par l'action de l'Algue symbiote, ont acquis des caractères spéciaux et la position des Champignons des Lichens dans l'ensemble des Champignons serait bien difficile à préciser si l'action de l'Algue n'avait respecté certaines de leurs parties, qui, reliques du passé, nous permettent de reconstituer la physionomie de leurs ancêtres autonomes. Leur mycélium cloisonné fixe leur place parmi les Septomycètes; la constitution générale de leurs apothécies et la structure de leurs asques — nous parlons seulement des Ascolichens — précisent leur position dans le groupe des Ascomycètes. Les caractères de leurs ascogones, qui paraissent également exempts des déformations infligées par la symbiose, seront d'un utile secours quand on connaîtra mieux ces organes, d'une part chez les Lichens, d'autre part chez les Ascomycètes autonomes. Déjà, on peut dire que, si les Peltigéracées, avec leurs ascogones multinucléés, rappellent les *Pyronema*, *Humaria*, etc., aux ascogones également cénocytiques, les Stictacées, pourvues d'un ascogone enroulé et septé, prolongé par un trichogyne cloisonné, réalisent un cas très différent du précédent. Peut-être serons-nous conduits à admettre une origine polyphylétique des Ascolichens, plusieurs rameaux de l'arbre généalogique des Ascomycètes ayant pu donner lieu à des associations lichéniques.

La nature et l'origine des éléments du complexe algo-fongique étant ainsi fixées, dans la mesure où nos connaissances actuelles permettent de le faire, nous nous sommes demandé *quels sont les rapports des deux composants du Lichen.*

On a surtout traité cette question en envisageant les rapports d'ordre nutritif, les échanges alimentaires qui s'établissent entre les deux organismes en présence ; une connaissance plus approfondie de la physiologie des Algues et des Champignons sera nécessaire, pensons-nous, pour résoudre la question ainsi posée. Nous nous sommes placé à un tout autre point de vue. Lorsque deux organismes sont mis en

présence, il est fréquent que l'action que l'un d'eux exerce sur l'autre détermine chez ce dernier des réactions morphologiques, des phénomènes de biomorphogénèse, la production de biomorphoses. C'est ainsi que maint Champignon déforme la plante qu'il infecte, ainsi naissent les galles, les tumeurs, etc. Nos recherches nous amènent à conclure que de tels phénomènes ont lieu chez les Lichens, que c'est l'Algue qui intervient comme agent déformant, que c'est le Champignon qui présente des réactions morphologiques ; le thalle aérien d'un Lichen est une biomorphose ; c'est l'équivalent d'une galle, une algocécidie. Cette conclusion se fonde sur l'étude des biomorphoses offertes par le Champignon d'un Lichen sous l'action des Algues de la couche gonidiale, et aussi sur l'étude de celles qu'il présente sous l'action d'Algues étrangères et qu'on désigne sous le nom de céphalodies. L'union que réalisent les Algues et les hyphes dans les céphalodies est de même nature que celle que contractent les gonidies et les hyphes. L'étude des rapports entre les constituants des céphalodies est donc susceptible d'éclairer le problème des relations entre les constituants des Lichens.

Précisément, l'étude des céphalodies des *Ricasolia* est particulièrement instructive à ce point de vue ; l'Algue qui provoque leur formation se présente avec les caractères d'un agent infectieux ; la maladie qu'elle cause prend fin dans un cas par la destruction de l'Algue et la guérison du Champignon ; dans l'autre, elle devient chronique ; les deux organismes prennent part à la formation d'un complexe, semblable à un Lichen fruticuleux, au sein duquel ils vivent dans un état de paix apparente que menacent de troubler d'incessants conflits.

C'est un état analogue que réalisent, pensons-nous, les Algues et les Champignons engagés dans la symbiose lichénique.

Quand une Algue et un Champignon sont mis en présence, plusieurs cas peuvent se présenter : ou bien ils restent indifférents, c'est le cas le plus fréquent, ou bien ils entrent en conflit. Si l'un des belligérants succombe dans la lutte, leur union est éphémère, c'est le cas des céphalodies dont les

Algues dégénèrent et meurent ; si aucun d'eux n'impose sa supériorité à l'autre, ils forment un complexe durable ; ce paraît être le cas de maintes céphalodies, c'est celui des formations dendriscocauléennes du *Ricasolia amplissima* ; c'est encore celui des Lichens en général. Ce sera un sujet de recherches que la question de savoir si c'est d'emblée qu'ont pris naissance les complexes que forment les Lichens, ou si c'est par une adaptation progressive que les Algues et les Champignons qui les constituent sont parvenus à un état de tolérance mutuelle qui, en écartant les conflits les plus meurtriers, donne à l'association un caractère durable. Ce sera un autre sujet de recherches que de savoir si les complexes lichéniques nous sont connus sous la forme même où ils ont pris naissance, ou si les Algues et les Champignons des Lichens actuels ont évolué depuis l'établissement du régime de la symbiose. Nous sommes au seuil de ces problèmes. Puissent de nouvelles recherches nous en donner la solution !

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BAUR. — Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XVI, p. 363-367, 1898).

BITTER (G.). — *Peltigera*-Studien. I : Rückseitige Apothecien bei *Peltigera malacea* (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XXII, p. 248-251, 1904).

BORNET (E.). — Recherches sur les gonidies des Lichens (*Ann. sc. nat. Bot.*, sér. 5, t. XVII, p. 45-110, 1873).

BORZI (A.). — Studii sulla sessualita degli Ascomiceti (*Nuovo giornale bot. ital.*, vol. X, p. 43-78, Pisa, 1878).

CLAUSSEN (P.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten *Pyronema* (*Zeits. f. Bot.*, Bd. IV, 1912).

DANGEARD (P. A.). — Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes, 2e et 3e parties (*Le Botaniste*, série X, 1907).

DELISE (D.). — Histoire des Lichens. Genre *Sticta* (*Mém. Soc. linn. du Calvados*, 171 p., avec Altas, Caen, Chalopin, 1822-1825).

DEVITCH (Mlle D.). — Formations plectenchymateuses infra-apothéciales chez le *Peltigera polydactyla* (*Bull. Soc. myc. de Fr.*, procès-verbal de la séance du 3 mars 1921).

ELFVING (FR.). — Untersuchungen über die Flechtengonidien (*Acta societatis scientiarum Fennicæ*, t. XLIV, nº 2, Helsingfors, 1913).

FORSSELL (K.B. J.). — Lichenologische Untersuchungen. I : Ueber die Cephalodien [*Flora*, Bd. LXVII (Neue Folge, Bd. XLII), p. 1-8, 33-46, 58-63, 177-186, 1884].

FÜNFSTÜCK (M.). — Thallusbildung an den Apothecien von *Peltidea aphthosa* (L.) Ach. (*Ber. d. d. bot. Ges.*, p. 447, 1884). — Lichenes (Allgemeiner Teil), in *Engler u. Prantl*, *Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1907.

GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées (*Rev. gén. de Bot.*, t. XVIII, p. 392-408 et 447-465, 1906).

HARMAND (J.). — Lichens de France. Catalogue systématique et descriptif. Phyllodés. Paris, Klincksieck, 1909.

HARPER (R. A.). — Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the development of ascocarp (*Ann. of. Bot.*, t. XIV, p. 321-400, 1900).

HOUARD (C.). — Recherches anatomiques sur les galles de tiges : pleurocécidies (*Bull. sci. de la Fr. et de la Belg.*, t. XXXVIII, p. 140, 1904).

HUE (Abbé). — Lichens Tarbelliens (*Mém. Soc. bot. de Fr.*, 19 p., 1908).

LAMY DE LA CHAPELLE (E.). — Catalogue raisonné des Lichens du Mont-Dore et de la Haute-Vienne (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. XXV, p. 321-536, 1878).

MOREAU (F.) et MOREAU (Mme F.). — Sur la formation de tubercules chez un Lichen, le *Peltigera horizontalis* Hoffm. (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. LXII, p. 233-235, 1915). — La biomorphogénèse chez les Lichens (*Bull. Soc. myc. de Fr.*, t. XXXIV, p. 84-85, 1918). — Recherches sur les Lichens de la famille des Peltigéracées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. X, t. I, p. 29-

139, 1919). — Les différentes formes de la symbiose lichénique chez le *Solorina saccata* Ach. et le *Solorina crocea* Ach. (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXIII, p. 81, 1921).

Moreau (F.). — Les différents aspects de la symbiose lichénique chez le *Ricasolia herbacea* DN. et le *Ricasolia amplissima* Leight. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXX, p. 1401-1404, 7 juin 1920).

Nylander (N.). — Flora, 1876. — Les Lichens des environs de Paris, P. Schmidt, 1896.

Schwendener (S.). — Ueber die Beziehung zwischen Algen und Flechtengonidien (*Bot. Zeit.*, Bd. XXVI, p. 289-292, 1868).

Stahl (E.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten (Vorläufige Mitteilung) (*Bot. Zeit.*, p. 177-180, 1874).

Sturgis (W. C.). — On the carpologic structure and development of the Collemaceæ and alliedgroups (*Proc. of the american Acad. of Arts and Sc.*, vol. XXV, p. 15-52, 1890).

Winter (G.). — Lichenologische Notizen. I. Cephalodien von *Sticta* und *Solorina* (*Flora*, Bd. LX [neue Folge : Bd. XXXV], p. 177-184 et p. 193-203, 1877).

Zahlbruckner. — Lichenes (Spezieller Teil), in *Engler u. Prantl, Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1907).

EXPLICATION DES PLANCHES (1)

PLANCHE I

Fig. 1. — *Stictina fuliginosa.* — Thalle, isidie, cyphelle.
— 2. — *Stictina limbata.* — Thalle, cyphelle.
— 3. — *Stictina crocata.* — Thalle, pseudocyphelle.
— 4. — *Ricasolia herbacea.* — Thalle, crampon.
— 5. — *Lobaria pulmonacea.* — Thalle, sorédies.
— 6. — *Lobarina scrobiculata.* — Thalle, sorédies.

PLANCHE II

Fig. 7. — *Lobaria pulmonacea.* — Spermogonie.
— 8. — *Ricasolia herbacea.* — Spermogonie.
— 9. — *Lobaria pulmonacea.* — Spermogonie sous sorédies.
— 10. — *Ricasolia herbacea.* — Ascogones, trichogynes.
— 11. — — — — Les mêmes, plus grossis.
— 12. — — *amplissima.* — Thalle, ascogone, trichogyne.

PLANCHE III

Fig. 13. — *Ricasolia herbacea.* — Jeune céphalodie immergée.
— 14. — — Céphalodie plus âgée.
— 15. — — Céphalodie hypothalline.
— 16. — — Mort des Algues dans une céphalodie immergée.
— 17. — — Le même phénomène plus accusé.
— 18. — — Le même phénomène atteignant presque toutes les Algues d'une céphalodie immergée.

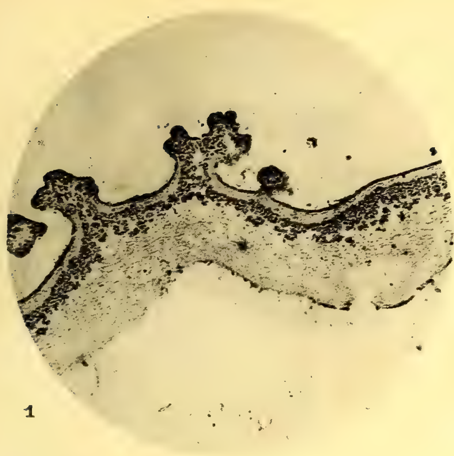
PLANCHE IV

Fig. 19. — *Ricasolia amplissima.* — Céphalodie hypothalline, avec Algues mortes.
— 20. — — Jeune céphalodie immergée.
— 21. — — Céphalodie plus âgée.
— 22. — — Progression des Algues vers la face supérieure du thalle.
— 23. — — Éruption de la céphalodie au-dessus du cortex supérieur.
— 24. — — Le *Dendriscocaulon bolacinum.*

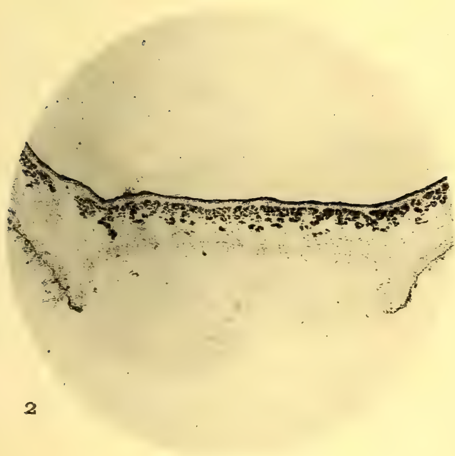
(1) Le grossissement des microphotographies est de 50/1, sauf la figure 11 (Pl. II), dont le grossissement est de 200/1.

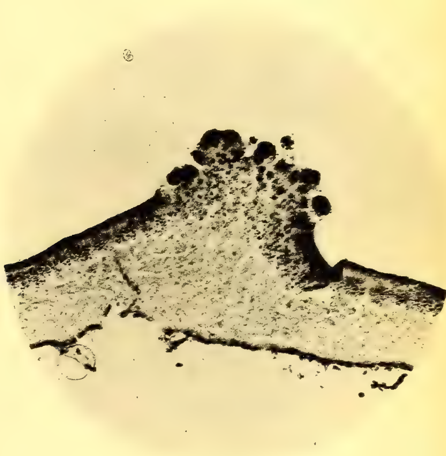
LISTE DES FIGURES DANS LE TEXTE

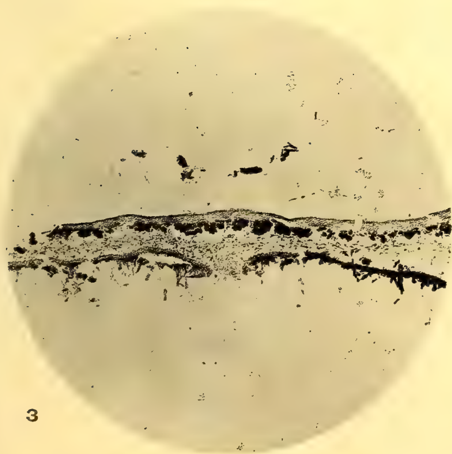
TABLE DES MATIÈRES

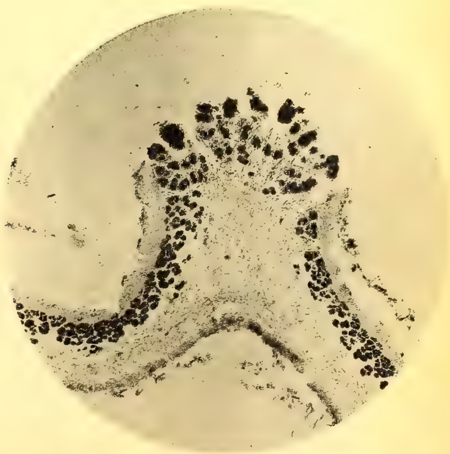

1


4


2

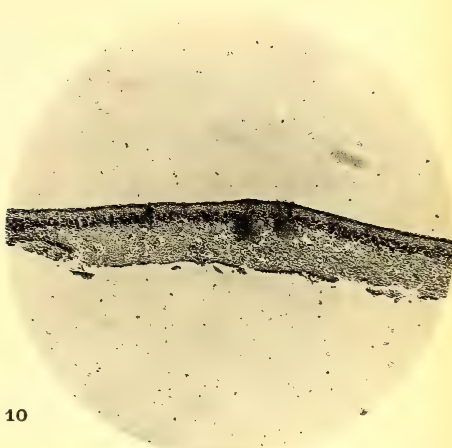

5


3

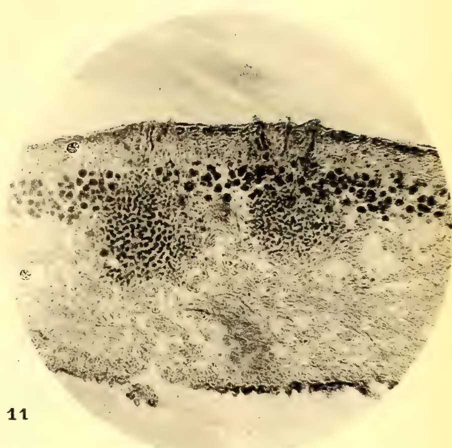

6

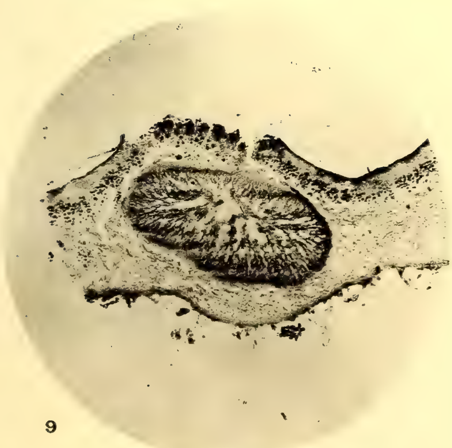
MASSON ET Cie ÉDITEURS PHOTOTYPIE J. BIENAIMÉ REIMS

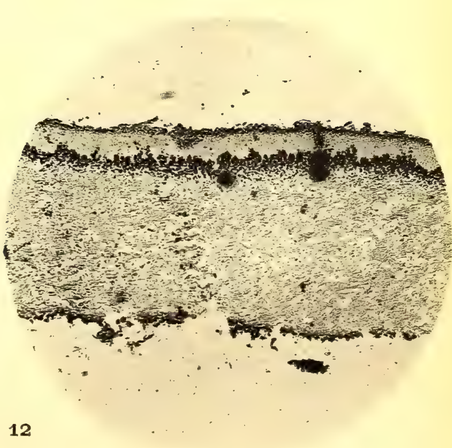

7


10

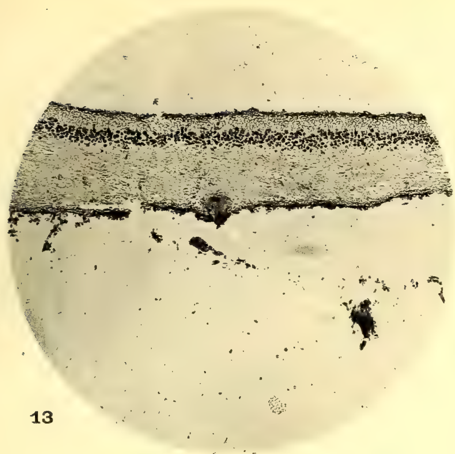

8


11

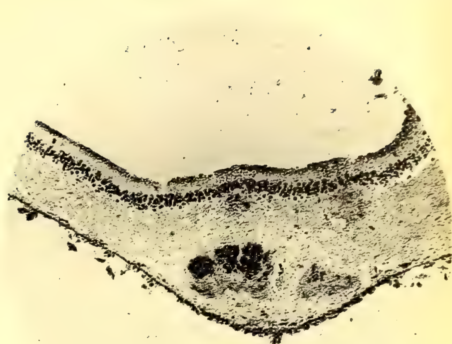

9


12

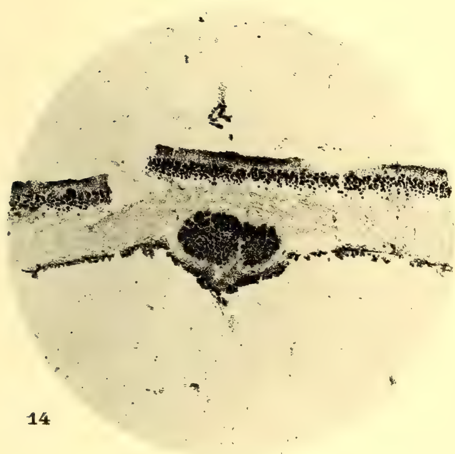
MASSON ET Cie ÉDITEURS PHOTOTYPIE J. BIENAIMÉ REIMS



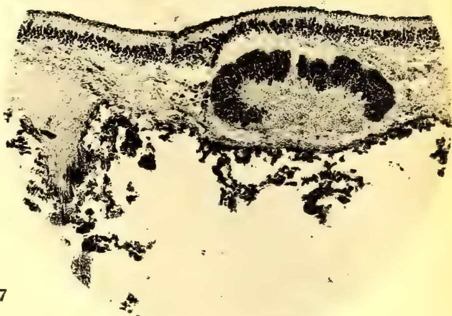
13



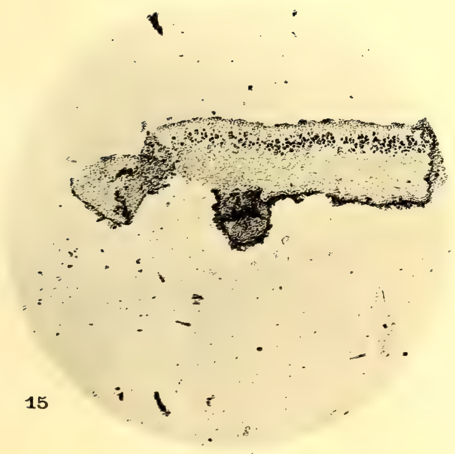
16



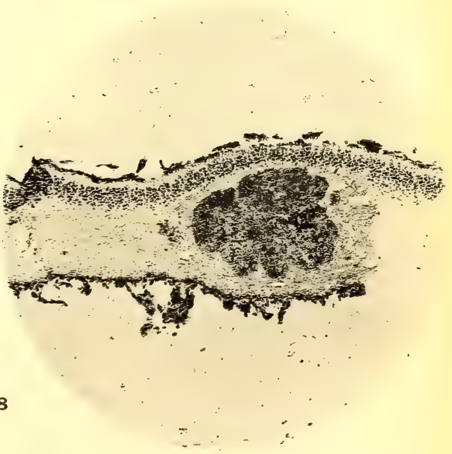
14



17

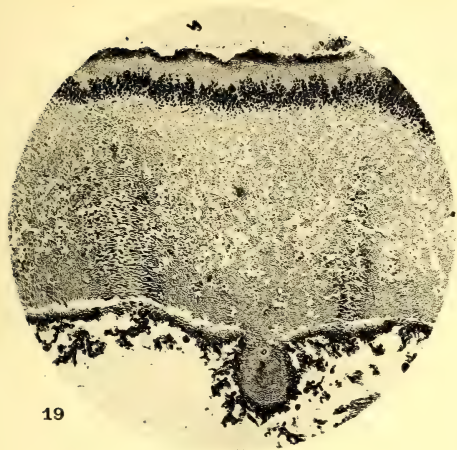


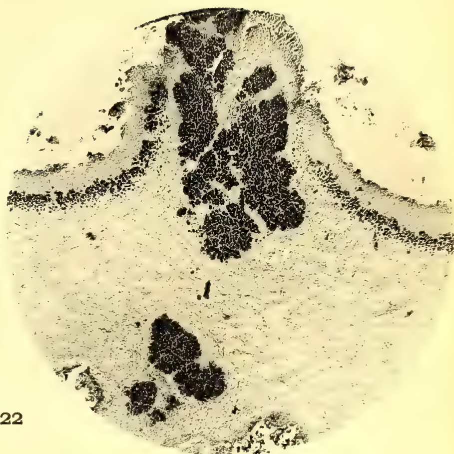
15

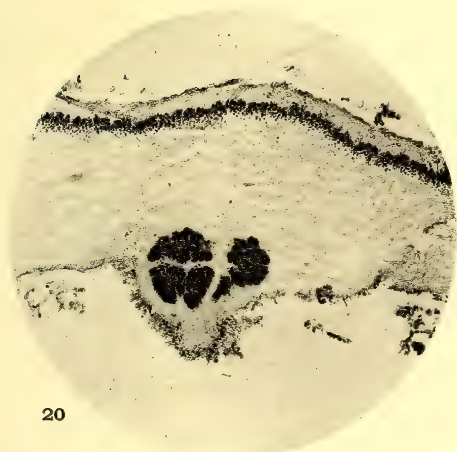


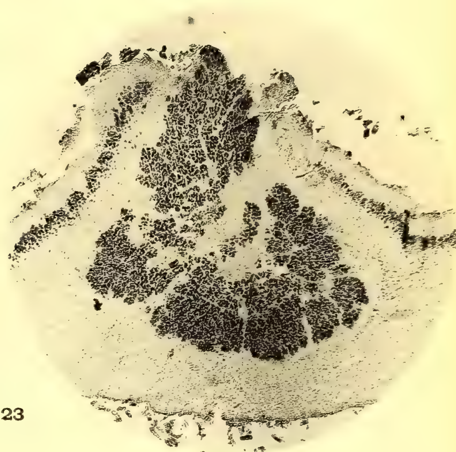
18

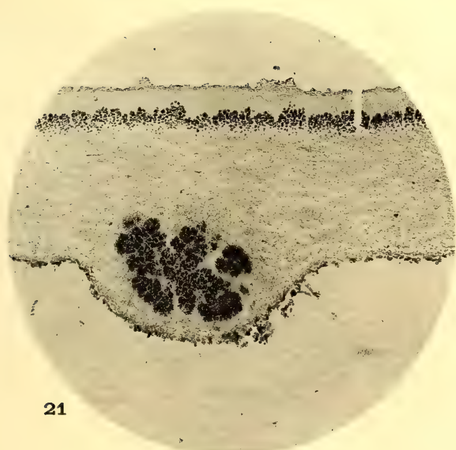
MASSON ET Cie ÉDITEURS PHOTOTYPIE J. BIENAIMÉ REIMS

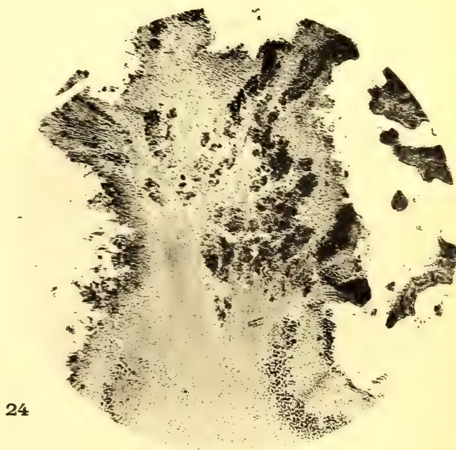

19


22


20


23


21


24

MASSON ET Cie ÉDITEURS PHOTOTYPIE J. BIENAIMÉ REIMS

LES CHÊNES D'INDO-CHINE

Par Hickel et A. Camus

Le travail d'ensemble concernant les Chênes, le plus important et le plus consciencieux est certainement le mémoire d'Œrsted, publié à Copenhague, en 1871 (1). La méconnaissance, par le plus grand nombre des auteurs, des grandes lignes de la classification d'Œrsted, au plus tard, singulièrement compliqué l'étude des Chênes. Ainsi, pour ne citer que lui, comment King (2) a-t-il pu écrire : « Entre les genres *Quercus* et *Castanopsis* les différences me semblent non seulement légères, mais plutôt arbitraires, et je ne vois pas de bonnes raisons pour que les *Castanopsis* décrits ne soient pas placés dans la section *Chlamydobalanus* du genre *Quercus.* » Il n'y a, au contraire, aucune raison de ne pas classer dans le genre *Castanopsis*, certaines espèces, ordinairement, et notamment par King, considérées comme des *Quercus*. Du reste, la division du genre *Quercus* par King en six sections est très contestable en raison de l'extension abusive qu'il donne à ces sections. C'est ainsi qu'il range dans les *Chlamydobalanus* non seulement le *Q. lanceæfolia*, mais le *Q. encleisocarpa* et même le *Q. Junghuhnii* Miq., qui est certainement un *Castanopsis*. Sa sixième section *Lithocarpus* est peut-être la plus hétéroclite, renfermant non seulement l'espèce pour laquelle Blume avait créé le genre *Lithocarpus*, mais d'autres qui sont simplement des *Eupasania*.

Certes l'ancien genre *Quercus* nécessiterait une étude d'ensemble approfondie en raison de nombreuses espèces nouvelles décrites et dont on pourrait dire que leurs auteurs,

(1) Œrsted, Contribution à la connaissance de la famille des Chênes dans le passé et le présent (avec un résumé français) (Extrait du *Bull. des Soc. scientif.*, Sect. des Sc. nat. et math., t. V, IX, p. 6, Copenhague).

(2) King, The Indo-malayan species of *Quercus* and *Castanopsis*, in *Ann. Roy. bot. Garden*, Calcutta, vol. II.

lorsqu'ils ont indiqué le groupe auquel elles appartenaient, les ont colloquées au petit bonheur dans telle ou telle section; mais il faut bien se convaincre qu'un pareil travail ne saurait aboutir qu'en se pénétrant des bases jetées par le grand botaniste danois.

Dans le travail d'Œrsted, le second sur la matière, l'auteur établit de façon irréfutable et, pourrait-on dire, définitive, que le genre *Quercus* des anciens auteurs ne saurait être maintenu, un grand nombre des espèces qu'il renfermait présentant des caractères bien plus voisins de ceux des Châtaigniers que de ceux des Chênes. Partant de ces caractères, surtout de la forme des styles, Œrsted a divisé ce qu'on s'accorde actuellement à désigner sous le nom de Fagacées en trois tribus : *Fagineæ*, *Quercineæ*, *Castaninæ*. Le groupe des *Quercineæ* a été réparti à son tour par cet auteur en deux genres : le genre *Quercus* à écailles des cupules imbriquées et le genre *Cyclobalanopsis* à écailles soudées en lamelles concentriques.

Dans le groupe des *Castaninæ*, en outre des *Castanea* et *Castanopsis*, Œrsted a adopté une division, parallèle à celle des *Quercus*, en deux genres : *Pasania* (nom créé par Miquel pour une section du genre *Quercus*) et *Cyclobalanus* Œrsted.

La symétrie recherchée par Œrsted entre les *Quercus* et les *Pasania*, d'une part, les *Cyclobalanopsis* et les *Cyclobalanus*, de l'autre, est plus théorique que réelle et, pour nombre d'espèces, on a peine à les rattacher avec certitude aux *Pasania* ou aux *Cyclobalanus*.

Comme, d'autre part, la seule différence essentielle entre les *Quercus* et les *Cyclobalanopsis* réside dans les caractères de la cupule, nous avons cru, à l'exemple d'un certain nombre d'auteurs récents (Prantl, Gamble), ne devoir conserver que la division en *Quercus* et *Pasania*, les *Cyclobalanopsis* ne constituant pour nous qu'un sous-genre du genre *Quercus*

A. Épis ♂ pendants ; étamines ordinairement 6 ; stigmates larges, couvrant la surface interne de la partie supérieure des styles ou capités sur eux.................................. 1. *Quercus*.

B. Épis ♂ dressés, le plus souvent en panicule ; étamines ordinairement 12 ; stigmates petits formant un pore sur les styles à peine courbés.................................. 2. *Pasania*.

Genre I. — *QUERCUS* L.

A. Cupules munies d'écailles................ Section *Euquercus*.
B. Cupules à bractées involucrales concrescentes en lamelles concentriques entières ou denticulées............................ Section *Cyclobalanopsis*.

La section *Euquercus* n'est représentée en Indo-Chine que par cinq espèces. Le *Q. serrata*, le *Q. Griffithii*, le *Q. incana* et le *Q. lanata* se rencontrent aussi dans l'Inde; le premier monte au nord jusqu'au Japon.

Les *Cyclobalanopsis* sont beaucoup plus nombreux (quinze espèces), surtout dans les régions du Haut-Laos et du Tonkin. Le Lang-bian offre une espèce endémique, le *Q. lang-bianensis*. Les espèces propres à l'Indo-Chine sont au nombre de huit. Les autres sont communes à l'Inde et à la Chine, une seule, le *Q. bambusifolia*, se rattachant à la flore du Japon, et une autre, le *Q. semiserrata*, à la flore de Malaisie.

Section I. — **Euquercus.**

1. *Q. serrata* Thunb., *Fl. Jap.*, p. 176; *Q. serrata* var. *Roxburghii* DC.; *Q. polyantha* Lindl.; *Q. Roxburghii* Endl.; *Q. Ushiyamana* Nakai.

Laos : Muong sam, assez commun ; altitude 1 300 mètres (cap. Perrot); Tranninh (Magnein, Dussaud, nº 8) ; Tha dua, route d'Hatraï à Kham keut (Dussaud, nº 16) ; Sou lo, en peuplements (Dussaud, nº 155). — Inde, Chine, Japon, etc.

2. *Q. Griffithii* Hook. f. et Th., *in* D. C., *Prodr.*, XVI, II, p. 14.

Laos : Attopeu; altitude 900 mètres (Harmand, nº 1164); Tranninh, Muong tan, Binh thuan, Col meo à M. than (Magnein). — Inde.

3. *Q. incana* Roxb., *Hort. Beng.*, p. 104 (1814) ; *Q. lanata* Smith ; *Q. lanata* Don var. *incana* Wenzig.

Doï djieng dao ; altitude 2 000-2 200 mètres (Hosseus, nº 390) ; Doi sootep (Hosseus, nº 300). — Inde.

4. *Q. lanata* Smith, in *Wall. Cat.*, 2772, A. et B. ; Rees, *Encycl.*, 29 ; *Q. lanuginosa* Don, non Thuill.

Annam : Lang-bian, Dalat (Lecomte et Finet, nº 1546 ; A. Chevalier, nº 36022) ; Grand Piton, près du village de Beneur; altitude, 1 500-2 000 mètres (A. Chevalier, nº 30842). — Inde.

5. *Q. Kingiana* Craib, in *Kew Bull* (1911), p. 472 ; *Contr. Fl. Siam*, p. 100.

Siam : Chieng maï, Doï sootep, altitude ; 750-900 mètres; (Kerr).

Section II. — **Cyclobalanopsis** (Œrst.).

6. *Q. platycalyx* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Fructus sessilis. Cupula planiuscula, late pateriformis, 8 mm. longa, 28 mm. lata, intus dense sericea, extus glabrescens, zonis 8 concentricis margine subintegris ornata, fundo planiusculo glandem basi solum retinens. Glans obovoidea, apiculata, pro maxima parte exserta, 3,5 cm. longa, 1,7 cm. lata, subtiliter adpresse sericea, demum glabrescens; cicatrix subconvexa, 13 mm. diam.

Tonkin: vallée de Lankok, mont Bavi; altitude, 400 mètres (Balansa).

Espèce très bien caractérisée par sa cupule presque plane, à bords très écartés du gland à la maturité, celui-ci à cicatrice légèrement convexe. Les glands que nous avons observés étaient tous nettement asymétriques.

7. *Q. semiserrata* Roxb., *Fl. Ind.*, III, p. 461 ; non Balansa ; *Q. Horsfieldii* Miquel.

Siam : Chieng mai, Doï sootep ; altitude, 900 mètres (Kerr), Koh chang, Klong munsé, Klong son (Schmidt). — Inde, Malaisie.

8. *Q. xanthoclada* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.*, 1890, p. 149, Pl. III, fig 1.

Tonkin : vallée de Langkok, mont Bavi (Balansa, nºs 2377, 2378, 2379). — Laos : col de Tram nua, sur la route de Hatraï à Kham keut (Dussaud). — Inde.

9. *Q. Chevalieri* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Rami glabri, lenticellosi. Folia coriacea, ovato-oblonga vel obovato-oblonga, apice subobtusa vel acuta, basi cuneata, 11-12 cm. longa, 3,5-4,5 cm. lata, glabra, utrinque viridia,

margine undulata; nervæ laterales utrinque 8-11, supra impressæ, subtus elevatæ. Petioli 2,5-3 cm. longi. Cupula hemi-

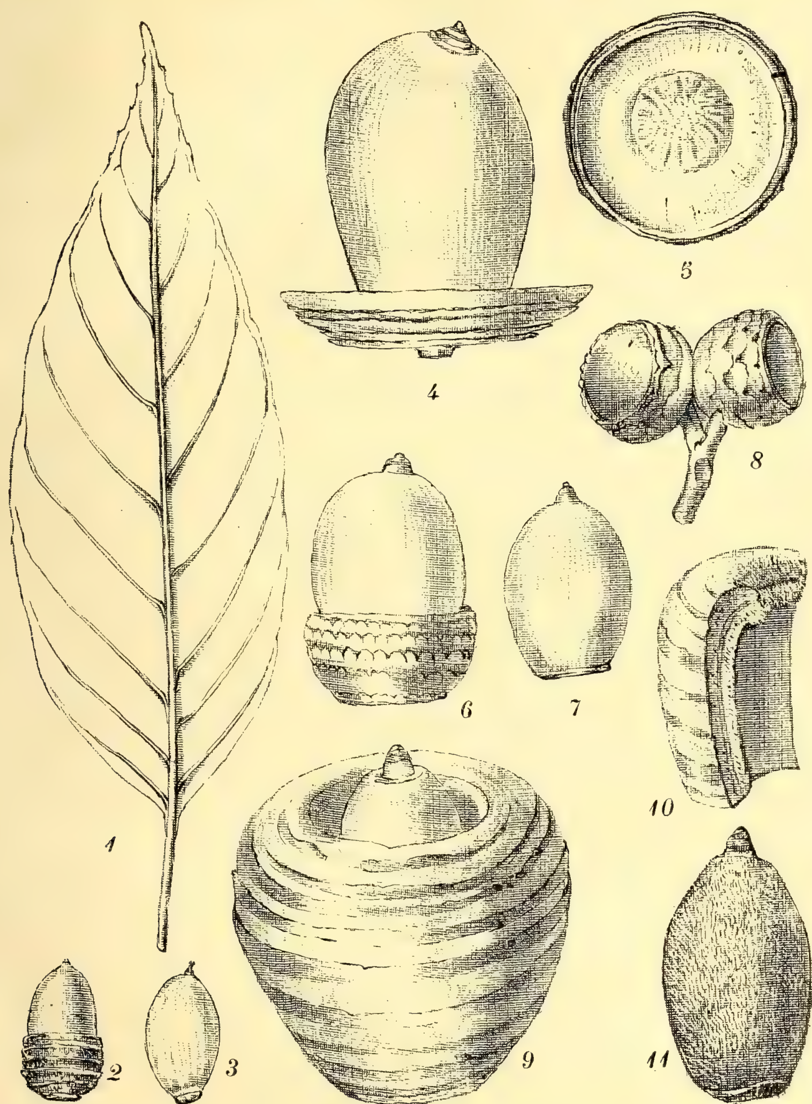


Fig. 1. — *Quercus Chevalieri :* 1, feuille, gr. nat. ; 2, gland entouré de sa cupule, gr. nat. ; 3, gland, gr. nat. — *Q. platycalyx :* 4, gland et sa cupule, gr. nat. ; 5, cupule vue intérieurement, gr. nat. — *Q. lang-bianensis :* 6, gland et sa cupule, gr. nat. ; 7, gland, gr. nat. ; 8, cupules, gr. nat. — *Q. macrocalyx :* 9, gland et sa cupule, gr. nat. ; 10, paroi de la cupule montrant le bord supérieur récurvé ; 11, gland, gr. nat.

sphærica, sericea, zonis 8-9 concentricis margine subintegris ornata. Glans ellipsoidea vel ovato-oblonga, apice subattenuata,

valde exserta, 15 mm. longa, 10 mm. lata, glabrescens; cicatrix valde convexa, 4,5 mm. diam.

Tonkin: prés de Lao kay, Cha pa; altitude, 1400-1500 mètres (A. Chevalier, n° 29488).

Cette espèce présente quelques analogies avec le *Q. glauca* Th., dont elle diffère par ses feuilles entières, à bords ondulés-sinués et non dentés, glabres, les cupules à zones plus nombreuses.

10. *Q. tranninhensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 15-16 m. alta; ramuli lenticellosi, glabri. Folia lanceolata, apice acuminata, rigida, 9-10 cm. longa, 3 cm. lata, supra glabra, lucida, subtus sparse pilosula, basi integra, superne dentata, margine crassa, nervis lateralibus utrinque 12-13 parum distinctis, transversis tenuibus; petiolus elongatus, 2-3 cm. longus. Cupula solitaria, sessilis, 11 mm. alta, 15-17 mm. diam., extus puberula, intus sericea, lamellis concentricis 8 denticulatis supremis subintegris ornata. Glans pro maxima parte exserta, subovoidea, apice mucronata, basi subtruncata, glabra, 22 mm. alta, 17-18 mm. diam.; cicatrix subconvexa, 8-9 mm. diam.

Laos: Xieng khuang, pr. Tranninh (Poilane, n° 2356).

Cette espèce se rapproche du *Q. glauca* Th., mais ses feuilles ne sont pas cireuses en dessous; elles sont peu discolores, sur le sec, un peu jaunâtres à la partie inférieure; ses glands sont bien plus gros. Elle diffère du *Q. Chevalieri* Hick. et A. Cam. par ses feuilles plus petites, ses fruits plus gros, glabres, à cicatrice plus grande et presque plane ou à peine convexe.

11. *Q. lang-bianensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Rami glabri, novelli tomentosi. Folia oblongo-lanceolata, utrinque attenuata, 11-15 cm. longa, 2,5-4,5 cm. lata, glabra, integra vel undulata, superne obtuse dentata; nervæ primariæ laterales utrinque 10-12 in serraturas excurrentes, subtus elevatæ. Petiolus 1-1,8 cm. longus. Fructus sessilis. Cupula 10 mm. longa, 18 mm. lata, zonis 6-9 concentricis laciniatis ornata. Glans obovoideo-oblonga, valde exserta, 30 mm. longa, 18 mm. diam.; cicatrix convexa.

Annam: massif du Lang-bian, Grand Piton, près du village de Beneur; altitude, 1500-2000 mètres (A. Chevalier, n° 30029).

Espèce proche de *Q. xanthoclada* Drake del Castillo, mais bien distincte par sa cupule couvrant à peine un tiers du gland, à zones laciniées, mais non presque entières, son gland moins

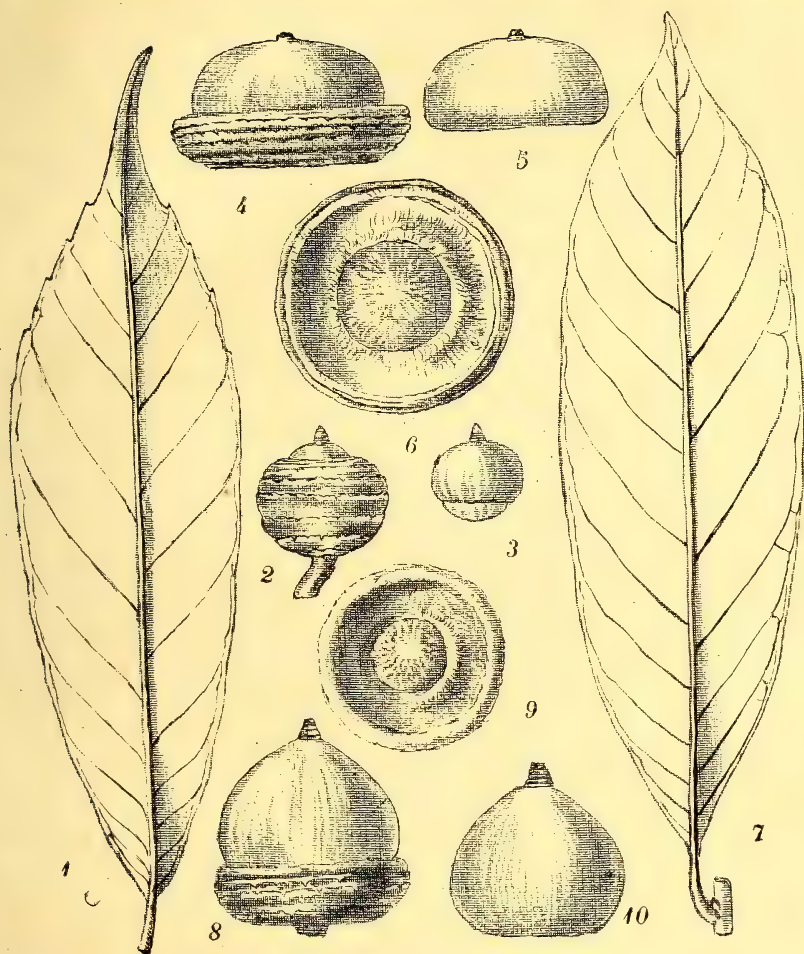


Fig. 2. — *Quercus austrocochinchinensis* : 1, feuille, face inf., gr. nat. ; 2, gland entouré de sa cupule, gr. nat ; 3, gland, gr. nat. — *Q. Dussaudii* : 4, gland et sa cupule, gr. nat. ; 5, gland, gr. nat. ; 6, cupule vue intérieurement ; 7, feuille. — *Q. chrysocalyx* : 8, gland entouré de sa cupule, gr. nat. ; 9, cupule vue intérieurement, gr. nat. ; 10, gland gr. nat.

gros, ses feuilles plus allongées, paraissant dépourvues de cire en dessous.

12. *Q. macrocalyx* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Cupula ovoideo-globosa, basi attenuata, 40 mm. longa, 48 mm. lata, demum glabra, intus sericea, crassa, margine

incurvata, zonis 10-12 subintegris notata. Glans apice exserta, ovoidea, mucronata, 35-37 mm. longa, 25-37 mm. diam., luteo-sericea, demum glabra; cicatrix convexa, 14 mm. diam.

Laos : Tranninh ; altitude, 1 000-1 500 mètres (Magnein).

Cette espèce est très bien caractérisée par sa cupule et son gland. La paroi de la cupule est épaisse de 3 millimètres et munie à l'intérieur de poils soyeux serrés les uns contre les autres, formant un revêtement aussi épais que la paroi.

13. *Q. oidocarpa* Korth., in *Verh. Nat. Ges. Bot.*, p. 216, A, 47, f. 18.

Siam : Doï sootep ; altitude, 1 000 mètres (Hosseus, nº 458). — Inde.

14. *Q. Poilanei* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 8-16 m. alta. Ramuli juniores aureo-velutini. Folia rigida, ovata vel oblonga, apice abrupte attenuata, subobtusa 4-8 cm. longa, 3-5,5 cm. lata, supra glabra, subtus luteo-tomentosa, margine integra vel apice sinuata, nervis lateralibus utrinque 13-14 subtus elevatis, tertiariis perspicuis transversis: petiolus 8-10 mm. longus. Spicæ nunc androgynæ, nunc fœmineæ, simplices, 4-6 cm. longæ, in axillis foliorum superiorum dispositæ; rachis aureo-tomentosa. Spica fructifera elongata. Cupula junior aureo-velutina, solitaria, lamellis 3 concentricis denticulatis ornata. Glans junior aureo-sericea, exserta.

Annam : Bana, très abondant (Poilane, nº 1517).

Cette espèce est bien caractérisée par son tomentum jaune. Sur le frais, la face supérieure des feuilles est, d'après M. Poilane, vert foncé, l'inférieure jaune; sur le sec, les deux faces sont jaunes.

15. *Q. bambusifolia* Hance, in *Journ. de Bot.*, XIII, p. 364 ; *Q. salicina* Seem. ; *Cyclobalanopsis neglecta* Schottky ; *Quercus neglecta* Koidzumi.

Tonkin : Tien yen (Bonnet, nº 14). — Hong-kong, Chine, Japon.

16. *Q. Dussaudii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 6-8 mm. alta. Rami brunnei, glabri. Folia lanceolata, utrinque attenuata, 12-15 cm. longa, 4-5 cm. longa, viridia, subtus pallidiora, integra, nervis secundariis utrinque 10 elevatis, tertiariis vix distinctis. Petioli 5-10 mm. longi. Cupula cyathi-

formis, basi truncata, 8-9 mm. alta, 33-35 mm. diam., crassa, extus aureo-sericea, intus luteo-sericea, zonis concentricis 8-10 undulato-denticulatis ornata. Glans longe exserta, subhemisphærica, basi truncata, apice mucronata, 12 mm. longa, 25 mm. diam., pubescens; cicatrix concava, 15 mm. diam.

Laos : Ban pac sanane, route de Ven tiane à Luang-prabang (Dussaud, n° 62). — En peuplements étendus dans les terrains gréseux et schisteux.

17. *Q. chrysocalyx* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Ramuli juniores tomentosi, rami adulti glabri. Folia lanceolata, utrinque attenuata, 12-15 cm. longa, 4-7 cm. lata, glabra, basi integra, apice dentata, nervis lateralibus utrinque 8-10 prominulis, tertiariis parum distinctis; petioli 10-12 mm. longi, fulvo-tomentosi. Fructus subsessiles. Cupula cyathiformis, 7-10 mm. longa, 25-28 mm. diam., aureo-sericea, zonis 6-8 concentricis pubescentibus subintegris, mediis crenatis ornata. Glans longe exserta, turbinata, basi truncata, apice mucronata, 19-24 mm. longa, 23-25 mm. lata, luteo-sericea, demum glabra: cicatrix concava, 10 mm. diam.

Tonkin : Tien yen (Bonnet), Quang yen (Château, n° 108), Khé va, Hai ninh (Casabianca). — Laos : Attopeu (Harmand, n° 1398). — Cambodge : environs de Selam phao (Harmand, n° 206).

Cette espèce est très bien caractérisée par ses cupules à zones moyennes crénelées, le tomentum fauve du pétiole, des stipules et des écailles du bourgeon.

Le *Q. chrysocalyx* paraît assez répandu en Indo-Chine; il fournit un bois assez dense, résistant, employé pour la charpente, la menuiserie, l'ébénisterie, etc.

18. *Q. lineata* Bl. *Bijdr.*, p. 523 ; *Q. polyneura* Miq. ; *Q. oxyrhyncha* Miq.

Siam : Doï sootep, altitude 700-1500 mètres (Hosseus). — Inde.

19. *Q. Rex* Hemsley, in *Hook. Icon.*, Pl. 2663.

Laos : Tranninh (Magnein). — Chine.

20. *Q. Kerrii* Craib, in *Kew Bull.* (1911), p. 471.

Siam : Chien gmaï, Doï sootep ; altitude, 300-600 mètres (Kerr) ; altitude, 1 000 mètres (Hosseus).

21. *Q. Helferiana* D C., *Prodr.*, XVI, II, p. 101.

Annam : Lang bian, Dalat (Lecomte et Finet, nº 1529; A. Chevalier, nº 30023). — Laos : Ban pac sanane, route de Ven tiane à Luang-prabang, en peuplements étendus sur les terrains gréseux et schisteux (Dussaud, nº 63). — Inde.

22. *Q. mespilifolia* Wall., Cat. nº 2766.

Tonkin : au sud de la ligne Son la à Mai ton (Lemarié, nº 152). — Laos : (Massie), Mékong, Kemmarath (Thorel), environs de Luang-prabang, où il forme des peuplements étendus sur les terrains de roches éruptives (Dussaud, nº 65). — Inde.

23. *Q. austrocochinchinensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.; Q. semiserrata* Balansa, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 149, p. p.

Arbor 15 m. alta; rami fulvo-velutini, demum glabri, lenticellosi. Folia coriacea, lanceolata, utrinque attenuata, 10-15 cm. longa, 3-4 cm. lata, rufa, juniora utraque facie fulvo-tomentella, adulta glabra, lucida, superne obtuse dentata, nervis secundariis utrinque 10-12, tertiariis transversis parum distinctis. Petioli 1-1,5 cm. longi, fulvo-tomentosi, demum glabri. Spica ♀ pauciflora, rufo-tomentosa. Cupula imperfecta subglobosa, 10 mm. longa, 16-18 mm. lata, zonis 7-9 concentricis denticulatis luteopubescentibus ornata. Glans imperfecta subsphærica, apice mucronata, sericea, 10-12 mm. longa et alta, cupulam vix superans; cicatrix convexa.

Tonkin : Ouonbi (Balansa, nº 566). — Laos : Attopeu (Harmand). — Cochinchine : Mu xuoai, vers Baria (Pierre, nº 4971).

Genre II. — *PASANIA* Miquel (1).

La plupart des *Pasania* peuvent, comme l'a fait Œrsted, être groupés sous le nom d'*Eupasania;* mais déjà certaines espèces s'y distinguent des autres par l'étendue considérable de la cicatrice, la dureté et souvent l'épaisseur du péricarpe.

(1) Nous n'avons pas cru devoir, ainsi que l'on fait récemment plusieurs auteurs, remplacer ce nom de genre par celui de *Lithocarpus*. En effet, nous estimons que l'espèce pour laquelle Blume avait créé ce dernier genre (*L. javensis*) présente des particularités suffisantes pour le maintien du genre *Lithocarpus*, à moins qu'une étude plus approfondie n'arrive à la rattacher au genre *Castanopsis*.

Par ces espèces (*P. dealbata*, *tephrocarpa*, *triquetra*, *truncata*, *baviensis* et *Capusii*), le groupe des *Eupasania* se relie, au cloisonnement près (absent ou rudimentaire dans *P. triquetra*), à celui des *Synædrys*. Nous plaçons dans le groupe des *Synædrys*, outre le *P. cornea*, qui en est le type, le *P. hemisphærica*, très voisin, et aussi le *P. cyrtocarpa*, dont le gland a exactement la structure si particulière du *P. cornea*.

Ainsi qu'il a été dit en traitant des *Quercus*, nous n'avons retenu le genre *Cyclobalanus* d'Œrsted que comme sous-genre. Les seules espèces qui puissent être rattachées au groupe *Cyclobalanus* sont le *P. Reinwardtii* et *Magneinii*, avec leurs cupules à écailles en zones concentriques.

La structure absolument aberrante du *P. Balansæ* nous incite à créer pour cette espèce un groupe spécial sous le nom d'*Œrstedia*. De même nous proposons de grouper les *P. tubulosa* et *nhatrangensis* sous le vocable de *Corylopasania*.

Enfin les caractères communs aux *P. cerebrina*, *calathiformis* et *fissa* (cotylédons ruminés, écailles de la cupule intimement soudées sur leur plus grande longueur et disposées en zones concentriques irrégulières) semblent autoriser leur groupement sous le nom de *Pseudocastanopsis*. Ces espèces forment manifestement la transition avec le genre *Castanopsis*, parmi lequel on serait fondé à ranger, comme l'ont fait certains auteurs, le *P. fissa*, si les deux autres espèces ne le reliaient aux *Pasania*.

Les espèces indo-chinoises du genre *Pasania*, beaucoup plus nombreuses (45) et plus répandues que celles du genre *Quercus*, ne comprennent pas moins de 23 espèces, qui n'avaient été rencontrées nulle part ailleurs.

Les *Pasania* d'Indo-Chine sont généralement, comme les *Quercus*, cantonnés dans les régions montagneuses, sauf quelques-uns, comme les *P. Harmandii*, *sabulicola*, *farinulenta*, *cerifera* et *Pierrei*. Les deux régions les plus riches en espèces sont nettement le Haut-Tonkin (surtout la région du mont Bavi), où on n'en compte pas moins de 14, et le Haut-Laos (région de Tranninh surtout) avec 8. Peu d'espèces (*P. Garrettiana*, *fissa*, *hemisphærica*) leur sont communes et la plupart n'atteignent pas au sud la région d'Attopeu.

Cette flore tonkino-laotienne se relie, d'une part, par quelques espèces (*P. dealbata*, *cornea*, *fissa*), à celle de la Chine orientale (Kouang-si, Kouang-toung); de l'autre, par un nombre d'espèces un peu plus grand (*P. Thomsonii*, *polystachya*, *Lindleyana*, *truncata*, *dealbata*, *Reinwardtii*) à celle du Siam et de l'Inde orientale (Birmanie, Assam).

L'espèce qui semble avoir l'aire de dispersion la plus étendue est le *P. dealbata*, qui, de l'Inde orientale et du Yun-nan, s'étend jusqu'au Langbian, peu riche en espèces de *Pasania* (*P. vestita*, *nhatrangensis*).

Nous avons enfin, avec Drake del Castillo, rapporté au *P. Reinwardtii* des spécimens récoltés par Balansa sur le mont Bavi. Si cette manière de voir se trouvait confirmée, cette espèce aurait une aire de dispersion encore plus étendue que *P. dealbata*, puisqu'elle irait jusqu'en Malaisie (Sumatra, Bornéo).

Il faut remarquer aussi que, parmi les espèces d'Indo-Chine, deux au moins, les *P. Balansæ* et *tubulosa*, présentent des formes de fruits absolument aberrantes.

A. Cotylédons non ruminés, parfois lobés par des cloisons incomplètes ou dures, dans ce dernier cas à cupule épaisse.
 a. Gland sans cloisons ou à cloisons minces plus ou moins incomplètes.

  α. Cupule ne dépassant pas le gland, mais l'entourant parfois complètement.
   — Cupule formée d'écailles plus ou moins visibles disposées en zones concentriques ou spiralées...... Sous-genre 1: *Eupasania* Prantl.
   — Cupule dépourvue d'écailles visibles, marquées de zones parallèles ou spiralées.
    : Cupules distinctes, ne couvrant pas complètement le gland, à paroi assez ligneuse, à zones concentriques ; gland à paroi assez mince........ Sous-genre 2: *Cyclobalanus* Endl.
    Cupules complètement soudées par 3, un peu

spongieuses, munies de zones spiralées très obscures, enveloppant 3 glands plus ou moins développés, à paroi ligneuse et rugueuse..... Sous-genre 3 : *Œrstedia* Hickel et A. Camus.

β. Cupule dépassant le gland. Sous-genre 4 : *Corylopasania.* Hickel et Camus.

b. Gland à cloisons dures ; paroi de la cupule très épaisse, ligneuse ; écailles très visibles, épaissies, carénées ; cicatrice du gland très grande............ Sous-genre 5 : *Synædrys* (Lindl.).

B. Cotylédons ruminés ; paroi de la cupule mince, cassante ; écailles longuement soudées, puis libres au sommet, disposées en cercles concentriques irréguliers, ondulés, rappelant les écailles de la cupule de certains *Castanopsis* ; cicatrice petite.. Sous-genre 6 : *Pseudocastanopsis* Hickel et A. Camus.

Sous-genre 1. — **Eupasania** Prantl.

1. *P. sabulicola* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Ramuli juniores tenues, glabri. Folia coriacea, crassa, rigida, plicata, arcuata, ovata, basi attenuata, apice cuspidata, glabra vel glabrescentia, supra nitida, 6-8 cm. longa, 3.5-5 cm. lata, margine integra, crassa, nervis lateralibus utrinque 8-10, transversis parum distinctis; petioli 1 cm. longi. Pedicellus 2-3 mm. longus. Cupula solitaria cyathiformis, 5-6 mm. alta, 15-16 mm. diametro. Cupulæ squamæ adpressæ, ovatæ, acutæ. Glans valde exserta, ovata, apiculata, basi truncata, 15-18 mm. longa, 15 mm. diametro, subloculata, pericarpio lacunis perforato; cotyledones dorso sinuoso-lobatæ; cicatrix concava, 6 mm. diametro.

Annam : Hué (Harmand).

Cette espèce, qui, d'après Harmand, croît dans les lieux sablonneux, est assez distincte des espèces voisines d'Indo-Chine que nous avons étudiées par ses feuilles concolores, roussâtres, sur le sec au moins, pliées et courbées le long de la nervure médiane. Ces caractères rapprochent beaucoup ce

Pasania du *P. Chittagonga* Hick. et A. Cam.; mais la forme des feuilles est différente; les fruits sont imparfaitement triloculaires, et la cicatrice du gland est plus petite dans le *P. sabulicola.* Les écailles bien distinctes de la cupule le séparent du *P. cerifera.*

2. *P. Chittagonga* Hickel et A. Camus ; *Quercus spicata* var. *Chittagonga* King, *in* Hook., *Fl. Brit. Ind.*, V, p. 610.

Cette espèce, assez manifestement distincte du *P. spicata* Œrsted, n'a pas encore été signalée en Indo-Chine, mais pourrait fort bien se trouver dans la région montagneuse.

3. *P. Harmandii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 12-30 m. alta. Ramuli juniores flavo-tomentosi. Folia ovato-lanceolata, apice subobtusa vel rotundata, basi attenuata vel obtusa, supra glabra, subtus pilosa, 12-25 cm. longa, 10-13 cm. lata, margine crassiuscula; nervæ laterales utrinque 8-12, supra impressæ, subtus elevatæ. Petioli 1,5-4 cm. longi, flavo-tomentosi. Amenta ♂ simplicia vel ramosa, in axillis foliorum superiorum disposita; rachis flavo-tomentosa, 10-20 cm. longa. Spicæ ♀ fasciculatæ (2-5), 10-25 cm. longæ. Spicæ fructiferæ 15-30 cm. longæ. Cupulæ ternæ interse connatæ, squamis imbricatis subverticillatis. Glans semiexserta, subovoidea vel obovoidea, 16-17 mm. longa, 15-16 mm. diametro, pericarpio lacunis non perforato; cicatrix concava, 6-7 mm. diametro.

Cambodge : mont Chereer (Pierre, n° 4966), Compong xoai (Harmand, n° 400). — Cochinchine : Caï cong, pr. Tay ninh (Pierre) ; Ti tinh (Thorel), pr. Thu dzau môt vers Ben cât (Pierre).

Cette espèce rappelle un peu le *P. Thomsonii,* mais sa cupule est plus développée, son gland est moins renflé vers le haut et à paroi non lacuneuse.

4. *P. Thomsonii* Hickel et A. Camus ; *Quercus Thomsonii* Miq., in *Ann. Mus. Lugd. Bat.*, I, p. 109 ; *Q. turbinata* Roxb., non Blume ; *Q. leucocarpa* Hook. f. et Th.

Siam : Chieng maï, Doï sootep ; altitude, 800 mètres (Kerr, n° 1261). — Inde.

5. *P. cerifera* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor mediocris, 5-15 m. alta. Ramuli striati, ceriferi. Folia ovato-acuminata, 8-17 cm. longa, 4-6 cm. lata, puberula, subtus

albida, margine integra, venis lateralibus utrinque 9-12 elevatis, tertiariis inconspicuis. Petioli 5-10 mm. longi. Amenta pani-

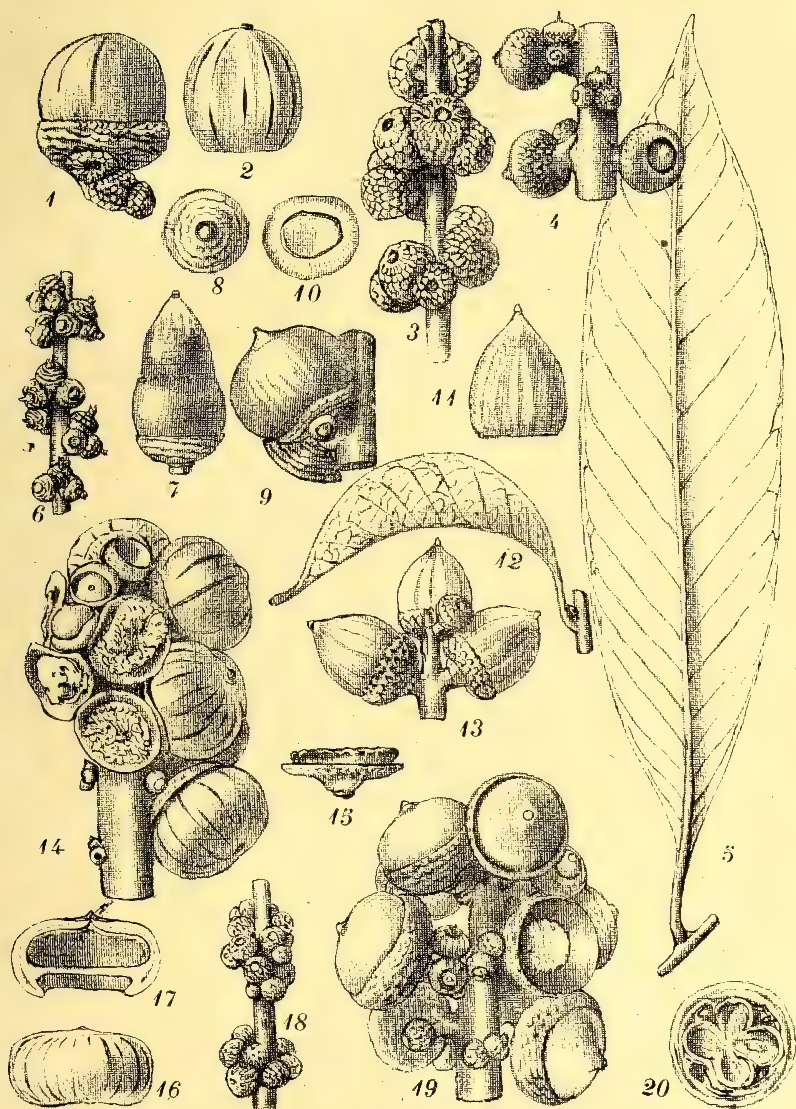


Fig. 3. — *Pasania Harmandii:* 1, glands et cupules, gr. nat. ; 2, gland, gr. nat. ; 3, parti d'épi fructifère jeune, gr. nat. — *P. dinhensis:* 4, partie d'épi fructifère jeune, gr nat. ; 5, feuille, gr. nat. — *P. cerifera:* 6, partie d'épi fructifère jeune, gr. nat. ; 7, cupule et gland, gr. nat. ; 8, cupule vue extérieurement, gr. nat. — *P. mucronata:* 9, groupe de 3 cupules et glands, gr. nat. ; 10, gland vu du dessous, gr. nat. — *P. sabulicola:* 11, gland, gr. nat. ; 12, feuille, gr. nat. ; 13, sommet d'épi fructifère, gr. nat. — *P. annamensis:* 14, épi fructifère, gr. nat. ; 15, cupule vue de profil, gr. nat. ; 16, gland, gr. nat. ; 17, section longitudinale du gland. — *P. Pierrei:* 18, partie d'épi fructifère jeune, gr. nat.; 19, partie d'épi fructifère adulte, gr. nat. ; 20, section transversale d'un gland, gr. nat.

culata, androgyna, floribus masculis superne confertis, femineis inferne laxius dispositis. Flores ♀ plerumque ternati. Spica fructifera 4-8 cm. longa Cupulæ subsessiles, coalitæ, depressæ, 12-13 mm. diametro; squamæ adpressæ, parvæ, subverticillatæ. Glans ovoidea, mucronata, pro maxima parte exserta, glauca, 15-18 mm. longa, 8-10 mm. diametro; cicatrix valde depressa, concava, 5 mm. diametro. Cotyledones dorso sinuoso-lobatæ.

Cochinchine : mont Dinh vers Baria (Pierre, nº 4970⁵); mont Mu xoai près Baria (Pierre, nº 4970); Ben cat pr. Thu dzau môt (Pierre, nº 4970³); Point A (Thorel, nº 357) ; route de Saïgon à Bien hoa (Lefèvre, nºs 119 et 529) ; Tay ninh (Lefèvre, nº 355). — Laos : pr. Dek, près Bassac (Harmand).

Cette espèce est bien caractérisée par la présence de cire sur presque toute la plante, par ses cupules subsessiles, le plus souvent soudées par trois, dont une seule, plus rarement deux, contiennent des glands développés, enfin par les cupules en coupe très évasée, ne couvrant pas plus d'un cinquième du fruit. Dans les échantillons que nous avons observés, beaucoup de glands étaient comme étranglés au-dessus du milieu. Dans les très jeunes fruits, les écailles sont bien visibles et disposées en zones régulières.

Cette espèce est proche du *P. farinulenta* Hick. et A. Cam., qui s'en distingue par ses fruits à pédicelles épais, ses cupules plus grandes.

6. *P. farinulenta* Hickel et A. Camus ; *Quercus farinulenta* Hance, in *Journ. of Bot.* (1875), p. 365.

Annam : Hué (Harmand). — Cambodge : mont Kamchai pr. Kampot (Pierre, nº 4970, p. p.), Phu quoc (Hance, nº 17514). — Cochinchine : Bien hoa (Thorel).

Les cupules des jeunes glands n'ont pas les écailles disposées en zones régulières comme chez le *P. cerifera.*

7. *P. polystachya* Schottky, in *Bot. Jarb.*, XLVII, p. 667 (1912) ; *Quercus polystachya* Wall. ; *Q. bancana* Kurz, non Sch. ; *Synædrys polystachya* Koidzumi.

Siam : Chieng maï, Doï sootep ; altitude, 300 mètres (Kerr nº 796). — Inde, Chine.

8. *P. elephantum* Hickel et A. Camus ; *Quercus elephantum* Hance, in *Journ. of Bot.* (1875), p. 365.

Cambodge : mont Kamchai (mont des Éléphants), près Kampot ; altitude, 900 mètres (Pierre, nº 4985). — Cochinchine : (Talmy). — Chine.

9. *P. mucronata* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Folia ovato-lanceolata, apice abrupte acuminata, basi attenuata, 14-16 cm. longa, 5-6 cm. lata, margine integra, leviter revoluta, supra glabra, subtus glabrescentia, nervis lateralibus utrinque 8-9, tertiariis inconspicuis. Petioli glabri, 2 cm. longi. Spica fructifera densa, 8-10 cm. longa, rachis glabrescentia. Cupulæ ternæ, basi adnatæ, subsessiles, planiusculæ, 10-12 mm. diametro, squamis adpressis ovatis. Glans longe exserta, turbinata, basi truncata, apice attenuata, apiculata, glabra, 15-16 mm. alta, 15-16 mm. diametro, subloculata; cicatrix concava, 7 mm. diametro. Cotyledones sulcatæ.

Laos : Tranninh (Dussaud, nº 150).

La face inférieure de la feuille, un peu blanchâtre, paraît glabre à un faible grossissement. Elle est en réalité munie de poils peu nombreux, longs de 40 μ environ. La cupule, très petite, presque plane, couvrant à peine un cinquième du gland est formée de zones assez nettes d'écailles peu distinctes. Le nombre de fruits développés dans chaque groupe de trois est variable.

Cette espèce rappelle le *P. Wallichiana* Gamble, dont elle se distingue par son fruit glabre à l'état adulte, sa cupule encore plus plane, à écailles moins distinctes, les nervures de ses feuilles moins nombreuses.

10. *P. vestita* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Folia ovato-lanceolata, acuminata, basi cuneata, supra glabra, subtus puberula, margine integra, nervis lateralibus 14-15 elevatis, venulis inconspicuis. Petiolus 7 mm. longus. Spica fructifera 9-10 cm. longa, rachis crassa. Cupulæ subsessiles, ternæ, basi connatæ, 3 mm. altæ, 13 mm. diametro, extus sericeæ, squamis adpressis inconspicuis. Glans longe exserta, turbinata, apiculata, 14-15 mm. longa, 15 mm. diametro, dense sericea, argentea, subloculosa ; cicatrix convexa, 7 mm. diametro. Cotyledones sulcatæ.

Laos : Nha trang (Krempf, nº 1913).

Cette espèce est très proche de la précédente, mais elle s'en distingue très facilement par ses glands blancs, argentés, soyeux et non glabres et châtains. Les poils des fruits sont tout à fait persistants.

11. *P. annamensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Ramuli albido-puberuli. Folia nitida, crassa, rigida, obovato-lanceolata, basi cuneata, 13-15 cm. longa, 4,5-5,5 cm. lata, supra glabrescentia, subtus albida, puberula, margine integra ; nervæ laterales utrinque 11-12 subtus elevatæ. Petioli 5-15 cm. longi. Spica fructifera densa, 5-10 cm. longa, rachis crassa. Cupulæ ternæ, basi connatæ, parvæ, planiusculæ, 14-15 mm. diametro, squamis parvis inconspicuis. Glans longe exserta, depressa, apice mucronata, 10-13 mm. longa, 17-22 mm. diametro, tenuiter sericea, demum glabrescentia, pericarpio crasso lacunis non perforato ; cicatrix concava, 7 mm. diametro.

Laos : Tranninh (Pierre, n° 10). — Annam : Hué (Harmand). — Cochinchine : Bao chiang (Pierre).

Cette espèce est proche du *P. spicata* Œrst., mais ses feuilles sont pubescentes-blanchâtres en dessous, ses cupules bien plus plates, couvrant environ un cinquième du fruit.

12. *P. pseudosundaica* Hickel et A. Camus ; *Quercus sundaica* Drake del Castillo, *in* Morot, *Journ. de Bot.* (1890), p. 150 ; non Bl.

Arbor 5-6 m. alta, ramis junioribus dense fulvo-velutinis. Folia ovato-lanceolata, utrinque attenuata, 8-18 cm. longa, 3,5-7,5 cm. lata, puberula, margine crassa, integra, nervis lateralibus utrinque 10-12 subtus elevatis, transversis parum distinctis tenuibus. Petioli tomentosi, 5-10 mm. longi. Flores ♀ 3-fasciculati. Spica fructifera 5-15 cm. longa, laxiuscula, rachis pulverulenta. Cupulæ subsessiles, ternæ, basi connatæ, cyathiformes, 18 mm. diametro, extus puberulæ ; squamæ adpressæ, subverticillatæ, superiores abrupte acuminatæ. Glans brunnea, exserta, turbinata, brevissime mucronata, 13-15 mm. longa, 16-17 diametro, glabra, subloculata, pericarpio crasso ; cicatrix concava, 10 mm. diametro. Cotyledones sulcatæ.

Tonkin : rive gauche de la Rivière Noire, en face de Tuphap (Balansa, n°s 2365, 2366) ; mont Bavi, vers 1 000 mètres d'altitude (Balansa, n° 2381) ; Pho vy, peu commun (Gabai) ;

Haut-Tonkin, altitude 1400 mètres (Capus). — Laos : région de Banlê (Dussaud, n° 157).

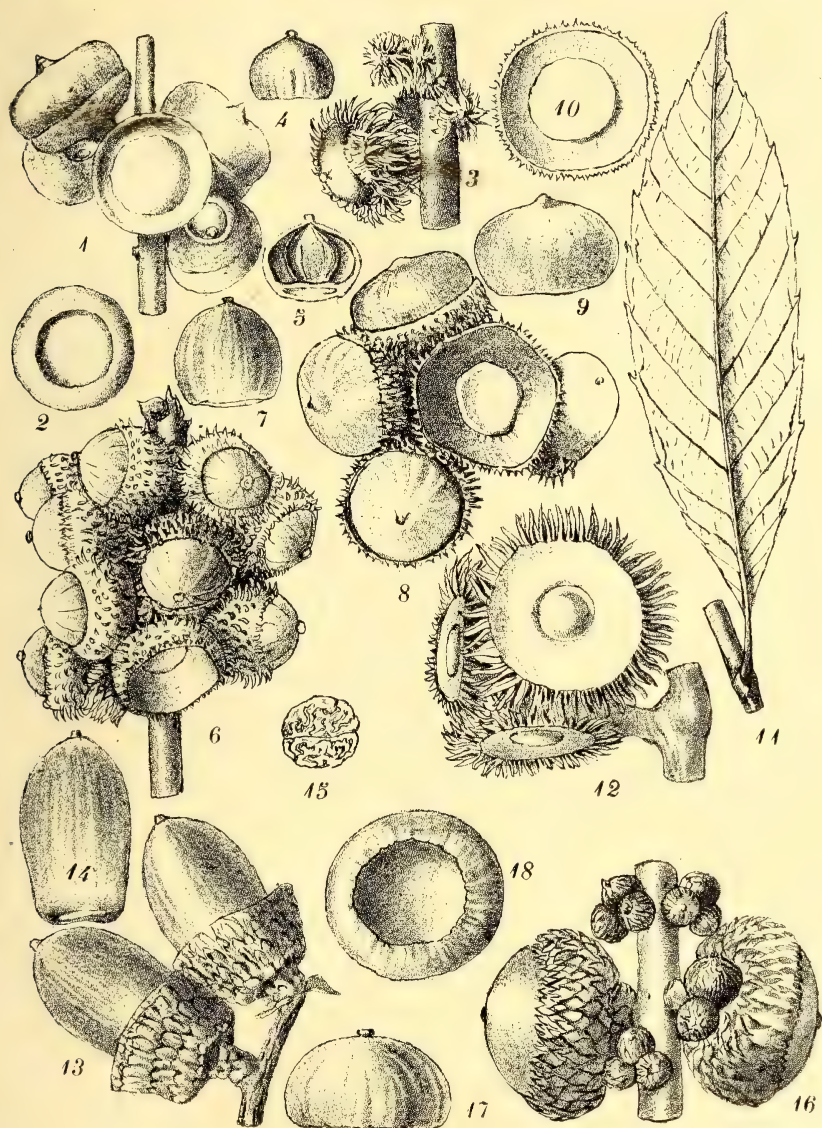


Fig. 4. — *Pasania bacgiangensis :* 1, partie d'épi fructifère, gr. nat. ; 2, gland vu du dessous, gr. nat. — *P. Garrettiana* : 3, partie d'épi fructifère, gr. nat. ; 4, gland, gr. nat. ; 5, section longitudinale du gland, gr. nat. — *P. Bonnetii* : 6, épi fructifère, gr. nat. ; 7, gland, gr. nat. — *P. Bonnetii* var. *tienyenensis* : 8, cupules et glands, gr. nat. ; 9, gland, gr. nat. ; 10, cupule vue intérieurement, gr. nat. — *P. Areca* : 11, feuille, gr. nat. ; 12, cupules vides, gr. nat. — *P. cerebrina* : 13, cupules et glands, gr. nat. ; 14, gland, gr. nat. ; 15, section transversale de la graine, gr. nat. — *P. gigantophylla :* 16, partie d'épi fructifère, gr. nat. ; 17, gland, gr. nat. ; 18, gland vu du dessous.

Cette espèce est bien caractérisée par ses feuilles un peu roussâtres en dessous, munies de poils courts sur les deux faces, ses cupules à écailles régulièrement disposées et assez longuement acuminées dans les rangs internes. Ordinairement deux glands avortent sur trois. Le *P. pseudosundaica* est proche du *P. spicata* Œrsted, mais ses feuilles sont moins épaisses, pubérulentes, ses cupules ont des écailles bien plus acuminées et ses fruits ont de très courtes cloisons. Cette espèce se distingue du *P. sundaica* Œrsted (*Quercus sundaica* Blume) par les écailles de la cupule bien moins nombreuses, les glands plus brunâtres, moins rougeâtres. Ceux-ci, très serrés, sont souvent complètement déformés par la pression des voisins.

13. *P. Finetii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Folia oblongo-lanceolata, basi attenuata, apice acuminata, subtus puberula, 20-25 cm. longa, 6-7 cm. lata, margine integra, nervis lateralibus utrinque 13-14 subtus elevatis, transversis tenuibus. Petioli 1 cm. longi. Spica fructifera 10-12 cm. longa. Cupulæ solitariæ vel ternæ, paulo connatæ, crassæ, late cyathiformes, 20-25 mm. diametro, 4-5 mm. altæ, squamis adpressis ovato-acutis. Glans depressa, apice rotundata, breve mucronata, glabra, 17 mm. alta, 25-26 mm. diametro; cicatrix valde concava, 15 mm. diametro.

Tonkin : Phu to à Phu doan (Lecomte et Finet).

Espèce bien distincte, proche de *P. pseudosundaica* Hick et A. Cam., mais cupule bien plus épaisse, très dure, feuilles plus minces, bien plus allongées, vert cendré en dessous et non roussâtres, gland moins atténué au sommet, bien plus arrondi. Dans le *P. Finetii* le gland a des cloisons extrêmement rudimentaires.

14. *P. spicata* Œrst., in *Kjœb. Vidensk. Medd.*, p. 83 (1866); *Quercus spicata* Smith ; Craib, *Contr. Fl. Siam*, p. 201 ; *Synædrys spicata* Koidzumi ; *Lithocarpus spicata* Rehder et Wilson.

Craib signale cette espèce au Siam sans indication de variété (Luang Vanpruk, nº 164). — Inde, Chine, Malaisie.

15. *P. bacgiangensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Rami glabri. Folia lanceolata, basi attenuata, apice acumi-

nata, 14-15 cm. longa, 5 cm. lata, supra nitida, subtus glabra, pallidior, margine undulata, costa et venis lateralibus utrinque 14-15 distincte elevatis. Petioli 5-7 mm. longi. Amenta 10-20 cm. longa, androgyna, floribus masculis superne confertis, femineis inferne laxius dispositis. Perianthium florum masculinorum 6-lobatum, lobis patentibus. Stamina longe exserta. Ovarii rudimentum conspicuum. Cupulæ ternæ, inter se coalitæ, subsessiles, cyathiformes, 5 mm. altæ, 15 mm. diametro ; squamæ parvæ. Glans depressa, mucronata, 11-12 mm. alta, 17-18 mm. diametro, longe exserta, apice pubescens, subloculata ; cicatrix concava, 10-12 mm. lata. Cotyledones sulcatæ.

Tonkin : prov. de Bac giang, forêt de Phôvi (A. Chevalier, n° 29659).

Cette espèce se rapproche du *P. spicata* Œrst., mais ses feuilles sont bien moins épaisses, elles ne sont pas arquées et ne deviennent pas roussâtres en séchant. Le *P. bacgiangensis* Hick. et A. Camus rappelle aussi le *P. annamensis* Hick. et A. Cam., mais la cupule de ce dernier est bien plus petite, le gland est plus déprimé, moins mucroné, sans cloisons ; les cotylédons sont entiers.

16. *P. tenuinervis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Folia lanceolata, basi cuneata, 18-20 cm. longa, 6 cm. lata, glabra, margine undulata, nervis lateralibus utrinque 12-14 paulo elevatis : petioli 0,8-1 cm. longi. Spica fructifera 11-12 cm. longa. Fructus secus pedunculum crassum ternati. Pedicelli 3-5 mm. longi, squamosi. Cupulæ pedicellatæ, cyathiformes, 18-20 mm. diametro; squamæ inferiores elongatæ, superiores confertæ. Glans exserta, depressa, basi truncata, apice mucronata, pallida, 10 mm. alta, 16-17 mm. diametro, glabra, subloculosa ; cicatrix depressa, 13-14 mm. diametro.

Laos : Tranninh (Dussaud, n° 158).

Ressemble au *P. sootepensis* Hick. et A. Cam., mais à cicatrice un peu déprimée sur les bords, puis un peu convexe vers le milieu, à cupule égalant un tiers du gland, à pédicelle plus gros, couvert d'écailles, soudé aux deux cupules des glands avortés du groupe (non isolé, nu, grêle et renflé au sommet), à gland bien plus déprimé, complètement glabre.

17. *P. auriculata* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 8-10 m. alta. Rami crassi globri. Folia coriacea, obovata, basi auriculata, apice abrupte acuminata, 25-30 cm. longa, 7-10 cm. lata, glabra, margine subintegra, nervis lateralibus utrinque 25-27 elevatis; petiolus 3-5 mm. longus. Spica fructifera 20-27 cm. longa, densa, basi nuda; rachis crassa, 12-15 mm. diam. Cupulæ plerumque 6-næ inter se connatæ, cyathiformes, subsessiles, crassæ, squamis subverticillatis adpressis ovato-acutis obtectæ. Glans turbinata, apice apiculata, glabra, 18-20 mm. alta, 24-29 mm. diametro; cicatrix concava.

Laos : entre M. lap et Tam la ; altitude 700-800 mètres (Poilane, n° 2113).

Cette espèce est très bien caractérisée par ses très grandes feuilles, à oreillettes développées à la base, presque lyrées, bien plus larges dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure, par ses gros épis fructifères à cupules épaisses.

18. *P. gigantophylla* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Ramuli puberuli. Folia rigida, lanceolata vel ovato-lanceolata, basi attenuata, apice acuminata, 35 cm. longa, 9-11 cm. lata, margine integra, supra glabrescentia vel puberula, subtus puberula; venæ laterales utrinque 15-16 supra impressæ, subtus elevatæ. Petioli 1,5-5 cm. longi. Spica fructifera 12-16 cm. longa. Cupulæ ternæ, basi connatæ, pedicellatæ, 20-25 mm. diametro, intus sericeæ, squamis distinctis ovatis longe acuminatis adpressis tomentosis obtectæ, inferne et in stipite squamis ovatis instructæ. Glans subhemisphærica, apice mucronata, basi truncata, dimidio e cupula exserta, subglabra, 13-14 mm. alta, 22 mm. diametro; cicatrix concava, 12 mm. diametro.

Tonkin : Quang yen (de Beauchaine, n° 126). — Cambodge : mont Knang repœu ; altitude, 700 et 1 500 mètres, prov. Thepong (Pierre, n° 667).

Cette espèce est très bien caractérisée par ses feuilles et la forme des nombreuses écailles de la cupule très visibles, même dans la jeunesse. Le gland est très étroitement enveloppé dans la cupule. Peu de ces glands se développent.

19. *P. Pierrei* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Ramuli striati, lenticellosi, glabri. Folia lanceolata, acuminata, 25-30 cm. longa, 6-8 cm. lata, supra glabra, subtus pilosula vel glabrescentia, margine integra, apice subundulata,

nervis lateralibus utrinque 15-16. Petioli 1,5 cm. longi. Amenta ♂ simplicia, fasciculata, usque 8-14 cm. longa. Amenta ♀ 10-20 cm. longa ; flores ♀ 3-fasciculati. Cupulæ ternæ, basi subconnatæ, hemisphæricæ, 15-17 mm. diametro, tomentosæ; squamæ inf. remotæ, adpressæ, sup. acutæ. Glans (perfecta?) subglobosa, mucronata, 12 mm. longa, 13 mm. diametro, subloculosa, cupulam vix superans, pericarpio crasso lacunis perforato; cicatrix subconcava. Cotyledones subtrilobæ.

Cochinchine : près Bien hoa, vers Tou man (Pierre, nº 4979).

20. *P. Lindleyana* Hickel et A. Camus ; *Quercus Lindleyana* Wall., Cat. nº 2782 ; D. C., *Prodr.*, XVI, II, p. 108.

Siam : Doï sootep ; altitude, 900-1 500 mètres (Hosseus) ; Chieng maï (Kerr).

21. *P. kemmaratensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Spica fructifera 10-11 cm. longa, rachis glabra. Cupulæ ternæ, connatæ, subsessiles, intus sericeæ, extus puberulæ, 10-12 mm. altæ, 11-13 mm. diametro, squamis crassis distinctis obtusis obtectæ. Glans semiexserta, subovoidea, apice rotundata, mucronata, 18 mm. alta, 10 mm. diametro, glabra; cicatrix subconvexa, 8-9 mm. diametro.

Laos : au-dessus de Kemmarat (Counillon).

Proche de *P. fenestrata* Œrst., mais cupule plus épaisse, ne se déchirant pas, à écailles bien plus obtuses, couvrant moins le gland plus arrondi au sommet.

22. *P. fenestrata* Œrsted, in *Nat. For. Vidensk. Medd.*, XVIII, p. 84 (1866) ; *Quercus fenestrata* Roxb. ; *Synædrys fenestrata* Koidzumi ; *Quercus callicarpifolia* Griffith.

Laos : Tranninh (Magnein). — Siam : Chieng maï, Doï sootep ; altitude, 1 560 mètres (Kerr, nº 1320) ; altitude, 1 350 mètres (Kerr, nº 708). — Inde.

23. *P. sootepensis* Hickel et A. Camus ; *Quercus sootepensis* Craib, in *Kew Bull.* (1911), p. 472.

Siam : Chieng mai, Doï sootep (Kerr, nºs 780 et 1312).

24. *P. Krempfii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Spica fructifera 9-12 cm. longa. Fructus secus pedunculum crassum ternati ; unicus tantum maturans, 2 alii steriles parvi vel minuti, ad cupulæ maturæ basin. Cupula sessilis subhemisphærica, 12 mm. alta, 23 mm. diametro, squamis imbri-

catis apice subobtusis obtecta. Glans semiexserta, subglobosa, apice mucronata, brunneo-lutea, 18-22 mm. diametro, subloculosa : cicatrix rugosa, subconvexa, 15 mm. diametro.

Laos : Nha trang (Krempf).

Espèce bien caractérisée par ses gros fruits arrondis, très fortement fixés à la cupule très embrassante par la cicatrice très grande, peu convexe et très rugueuse. Les glands sont d'un brun bien plus jaune que dans l'espèce suivante.

25. *P. elata* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor elata. Spica fructifera 5 cm. longa. Cupulæ sessiles, ternæ, connatæ, subhemisphæricæ, 13-14 mm. altæ, 24-25 mm. diametro, squamis distinctis ovatis acutis subverticillatis obtectæ. Glans exserta, subovoidea, 21-23 mm. alta, 18-21 mm. diametro, subsericea, subloculosa; cicatrix valde convexa, rugosa, 17-19 mm. diametro.

Haut-Tonkin; altitude, 1400 mètres (Capus, n° 3).

Proche de *P. Krempfii* Hick. et A. Cam., mais cupule dépassant la moitié de la hauteur du gland, à écailles plus nombreuses, plus nettement marquées, plus aiguës, gland à cicatrice plus convexe, égalant en hauteur du tiers au quart de la hauteur totale du fruit. Ressemble au *P. Harlandii* Hick. et A. Cam. (*Quercus Harlandi* Hance), mais cicatrice convexe et non concave.

26. *P. dealbata* Œrsted, in *Nat. For. Vid. Med.*, XVIII, p. 84 (1866) ; *Quercus dealbata* Hook. f. et Th. ; *Q. fenestrata* Roxb. var. *dealbata* Wenzig ; *Q. callicarpifolia* Griff. ; *Synædrys dealbata* Koidzumi.

Annam : massif du Lang bian, Dalat; altitude, 1 400 mètres (Lecomte et Finet, n° 1500, A. Chevalier, n° 30026). — Laos : Tranninh (Dussaud, n° 153). — Siam : Doï sootep, altitude, 300 mètres (Hosseus, n° 446). — Inde.

27. *P. tephrocarpa* Hickel et A. Camus ; *Quercus tephrocarpa* Drake del Castillo, *in* Morot, *Journ. de Bot.* (1890), p. 151.

Tonkin : mont Bavi ; altitude, 600 mètres (Balansa, n° 2362).

28. *P. triquetra* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor elata. Spica fructifera 8-9 cm. longa; rachis crassa,

2 cm. diametro. Cupulæ coalitæ, sessiles, crassæ, tomentellæ, fulvæ; squamæ confertæ, erectæ, acutæ, plus minus adpressæ. Glans subinclusa, subglobosa, apice depressa, 20-30 mm. alta, 21 mm. diametro, fulvo-sericea, subloculosa, pericarpio lacunis perforato; cicatrix subhemisphærica. Pars inferne glandis impolita, pars superior lævis. Cotyledones lobatæ.

Tonkin : mont Bavi ; altitude, 1 100 mètres (Balansa, nº 2374).

Nous n'avons pu observer de feuilles de cette curieuse espèce. Les jeunes fruits rappellent ceux du *P. tephrocarpa,* mais les fruits plus âgés sont bien caractérisés par la cicatrice du gland très haute, très irrégulière, par endroit occupant la moitié de la hauteur totale du gland et à côté n'en occupant que le quart, par ses fruits déprimés au sommet et munis de trois bosses légères, par le péricarpe lacuneux et les cotylédons un peu lobés.

29. *P. megastachya* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 15 m. alta. Rami glabri, lenticellosi. Folia longe petiolata, crassa, rigida, ovato-lanceolata, abrupte acuminata, 12-18 cm. longa, 4,5-7,5 cm. lata, supra glabra, nitida, subtus breve puberula, margine integra, nervis secundariis utrinque 8-9, tertiariis transversis parum distinctis; petioli 1,8-3 cm. longi, glabri. Stigmata 3, crassa. Spica fructifera densissima, 7-14 cm. longa, 4,5-5 cm. diam.; rachis crassa, rugosa, basi inflata, 1-1,5 cm. diam. Cupulæ ternæ, connatæ, sessiles, subglobosæ vel subovoideæ, apice umbilicatæ, 17 mm. diam., 3 mm. crassæ, zonis 7-8 undulato-sinuatis obsoletis ornatæ. Glans globosa, arcte inclusa, fere ad apicem adnata, 1 mm. crassa.

Laos : Na ham, pr. San meua, commun (Poilane, nº 1853).

Cette espèce est très bien caractérisée par ses épis fructifères à très gros rachis, ses cupules très soudées, sphériques, mais un peu déprimées et ombiliquées au sommet, dans la jeunesse, munies d'écailles assez marquées, épaisses, tuberculiformes, serrées et à l'état adulte, portant des zones très effacées, par le gland à cicatrice s'étendant à presque toute la surface, parfois à toute la surface, la partie lisse, un peu soyeuse manquant. La face inférieure des feuilles, à l'état adulte, paraît glabre, à l'œil nu ou à un faible grossissement;

elle est en réalité pourvue de poils très ténus et très courts.

30. *P. laotica* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 15 m. alta, ramis et ramulis glabris. Folia oblongo-lanceolata, 10-16 cm. longa, 3-6 cm. lata, rigidula, glabra, supra nitida, nervis lateralibus utrinque 10-12 distinctis, tertiariis parum distinctis; petiolus 1,5-2 cm. longus. Spica fructifera 10-12 cm. longa. Flores ♀ 3-fasciculati. Cupula sessilis, globosa, apice subtruncata, 25-27 mm. diam., 1,5 mm. crassa, pilosula, glandem ad maturitatem usque includens, squamis demum obliteratis. Glans inclusa, globosa, apice subdepressa, brevissime umbonata, 13-14 mm. diam.

Laos : entre Wam dinh et Muong pun, abondant ; altitude, 500-600 mètres (Poilane, nº 1922).

Cette espèce est très bien caractérisée par sa cupule terne, munie d'écailles nombreuses, serrées, assez épaisses dans la jeunesse, espacées, peu distinctes à l'état adulte, sauf celles des rangs supérieurs, qui sont ovales aiguës, plus visibles. Les cupules sont ordinairement soudées par trois à la base, mais un seul gland, au plus, se développe par groupe.

31. *P. truncata* Hickel et A. Camus ; *Quercus truncata* King, in *Ann. Roy. Bot. Gard. Calc.*, II, p. 84, t. LXXX.

Siam : Chieng maï, Doï sootep ; altitude, 900 mètres (Kerr, nº 1285). — Laos (Dussaud, nº 129) ; Tranninh (Magnein) ; Xieng kouang (Spire, nº 495). — Inde.

Il est à noter, ce qui n'est pas indiqué dans la figure de King, que les écailles inférieures de la cupule sont longuement adnées et espacées.

32. *P. baviensis* Hickel et A. Camus ; *Quercus baviensis* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 150.

Tonkin : mont Bavi ; altitude, 1 000 mètres (Balansa, nº 2375).

33. *P. Bonnetii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 18-20 m. alta. Ramuli ferrugineo-velutini. Folia crassa, rigida, obovato-oblonga, apice acuminata, basi attenuata, margine integra, subtus sparse pilosa, nervis lateralibus utrinque 14-15 supra impressis subtus elevatis pube persistente. Petioli 12-15 mm. longi, fulvo-velutini. Inflorescentia ♂ paniculata; rachis villosissima. Bracteæ elongatæ ; fl. ♂ remotæ,

2,5-3 mm. longæ, fulvo-velutinæ. Spica fructifera densissima, 8-10 cm. longa. Cupulæ subsessiles, ternæ, coalitæ, subhemisphæricæ, 12 mm. altæ, 16-17 mm. diametro, puberulæ; squamæ mediæ 2-3 mm. longæ, patentes, recurvatæ. Glans paulo exserta, subglobosa, basi truncata, apice apiculata, 13 mm. alta, 15 mm. diametro, lævis, subloculosa; cicatrix concava, 9 mm. diametro.

Tonkin : commun un peu partout, Tuyen-quang, Chiêm-hoa (Pierre).

Proche du *P. lappacea* Gamble, mais à fruits plus petits, plus rapprochés, à cupules légèrement soudées à la base, formant des épis plus denses, à feuilles bien plus épaisses.

Les feuilles du *P. Bonnetii* rappellent celles du *P. gigantophylla* Hickel et A. Cam.; mais les glands de ces deux espèces sont très différents.

Cette espèce, à feuilles caduques, fournit un bois cendré, noir ou rouge brun, serré, assez réfractaire à la pourriture et aux fourmis blanches, estimé comme bois de charpente et employé pour la menuiserie, l'ébénisterie, etc.

P. Bonnetii Hickel et A. Camus var. *tienyenensis* Hickel et A. Camus, *nov. var.*

Cupulæ 18-20 mm. diametro; glans depressa, 8-10 mm. alta, 18 mm. diametro.

Tonkin : Tien yen (Bonnet, nº 9).

Les cupules paraissent plus longuement soudées dans cette variété que dans le type.

34. *P. Garrettiana* Hickel et A. Camus ; *Quercus Garrettiana* Craib, in *Kew Bull.* (1911), p. 471.

Nous avons cru utile de figurer cette espèce très peu connue jusqu'ici. Nous avons pu examiner des échantillons en excellent état et des fruits âgés. Nous ajouterons les caractères suivants à la description princeps : *Arbor 15-18 m. alta. Spicæ simplices, 17-20 cm. longæ, androgynæ, floribus ♂ superne confertis, floribus ♀ inferne laxius dispositis; rachis fulvo-tomentosa. Bracteæ ovatæ, acutæ, pubescentes. Perianthium florum ♂ 6-lobatum, lobis tomentosis. Stamina exserta; pistilli rudimentum globosum, tomentosum. Spica fructifera 8-10 cm. longa. Cupulæ ternæ, coalitæ, 1,5 mm. altæ, 20 mm.*

diametro. Glans 8-12 mm. longa, 10-16 mm. diametro, sublocu-losa, cupulam paulo superans, pericarpio lacunis perforato: cicatrix concava, 14-15 mm. diametro. Cotyledones dorso si-nuoso-lobatæ.

Tonkin : Thai-nguyen (Thiriot). — Laos : Attopeu, près Bassac, altitude, 700-800 mètres (Harmand) ; Tranninh (Dussaud, n° 151). — Siam : Chieng maï, Doï sootep; altitude, 600-750 mètres (Kerr, n°s 1185 et 1185 *a*).

Cette espèce est employée pour la charpente, la construction, l'ébénisterie.

35. *P. Capusii* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Spica fructifera, 5-6 cm. longa. Cupulæ ternæ, inter se coalitæ, hemisphæricæ, 25-27 mm. diametro, fere tota altitudine connatæ, squamis linearibus 5-8 mm. longis patenti-reflexis pubescentibus. Glans globosa, 20 mm. alta et lata, involucro arcte amplexa, subinclusa, apice puberula; glandis pars involucro adnata major quam supera libera; cicatrix hemisphærica. Cotyledones integræ.

Annam : Haut Song tya (Capus).

Espèce très nettement caractérisée, se rapprochant des *P. triquetra* et *tephrocarpa*, dont elle se distingue surtout par la forme très allongée des écailles de l'involucre.

36. *P. Areca* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Rami glabri, lenticellosi. Squamæ geminarum acutæ. Folia lanceolata, apice acuminata, basi cuneata, 12-20 cm. longa, 2,5-4,5 cm. lata, nitida, glabra, margine dentata : nervæ laterales utrinque 10-11, supra impressæ, subtus elevatæ. Petioli 12 mm. longi. Spicæ nunc androgynæ, folio circiter æquales, nunc masculæ, simplices, erectæ, 5-6 cm. longæ. Antheræ exsertæ, minimæ. Cupulæ ternæ, subscutellatæ, inter se coalitæ, 26 mm. diametro, echinatæ, squamis elongatis, lanceolatis, acutis, patenti-reflexis; cicatrix convexa, 6 mm. diametro. Glans deest.

Tonkin : mont Ban phêt (Bon, n° 2316).

Les feuilles de cette espèce brunissent en herbier comme celles du *P. cornea*.

Sous-genre 2. — **Cyclobanus** Endl.

37. *P. Reinwardtii* Prantl, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf.*, III, 1, p. 51 ; *Quercus Reinwardtii* Korth ; *Cyclobalanus Reinwardtii* Œrsted.

Tonkin : mont Bavi (Balansa, n° 2376). — Siam : Koh chang (Schmidt) ? — Inde, Sumatra.

38. *P. Magneinii* Hickel et A. Camus, *nov sp.*

Ramuli juniores puberuli, lenticellosi. Folia obovato-lanceolata, utrinque attenuata, apice acuminata, breviter cuspidata, 13-14 cm. longa, 4-5 cm. lata, supra puberula, subtus albo-pubescentia, nervis lateralibus utrinque circiter 12 curvatis; petioli 1,2-1,6 cm. longi. Fructus solitarii vel approximati. Pedicellus 9-12 mm. longus. Cupulæ plerumque ternæ, basi connatæ, lamellis 7-9 concentricis integris pubescentibus ornatæ. Glans hemisphærica, basi truncata, apice mucronata, exserta, 13-15 mm. alta, 22-25 mm. diametro, subsericea ; cicatrix concava, 9 mm. diametro.

Tonkin : Cha pa à Mouong xen (Lecomte et Finet, n° 426). — Laos : Tranninh (Magnein). — Inde.

Proche du *P. Cantleyana* Gamble (*Quercus Cantleyana* King), mais gland plus large que haut, cupules plus souvent soudées, à zones plus rapprochées. Les feuilles diffèrent de celles du *P. Reinwardtii* par leurs nervures nettement saillantes.

Sous-genre 3. — **Œrstedia** Hickel et A. Camus.

39. *P. Balansæ* Hickel et A. Camus ; *Quercus Balansæ* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 152, Pl. IV, fig. 6-7.

Tonkin : Tu phap (Balansa, n°s 2359, 2360, 2361).

Sous-genre 4. — **Corylopasania** Hickel et A. Camus.

40. *P. tubulosa* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 16-18 m. alta. Ramuli juniores luteo-tomentosi. Folia lanceolata, oblique acuminata, valde cuspidata, 20-25 cm. longa, 6-8 cm. lata, supra puberula, subtus pilosa, margine

integra, nervis lateralibus utrinque 12-13 subtus elevatis superne arcuatis, tertiariis perspicuis transversis. Petioli 5-7 mm. longi, tomentosi. Amenta ♂ paniculata. Bracteæ lanceolatæ, elongatæ. Spica fructifera 6-7 cm. longa, rachis tomentosa. Cupulæ elongatæ, subherbaceæ, 35 mm. longæ, 22 mm. diametro, puberulæ, molle echinatæ, squamis linearibus patenti-reflexis laxissimis. Glans inclusa, depressa, apice mucronata, basi truncata, 15 mm. longa, 20 mm. diametro, inclusa, sericea; cicatrix concava. Cotyledones integræ.

Tonkin : Tuyen quang ; commun à Chiêm hoa (Pierre). — Laos (Pavie).

La cupule à parois minces, prolongée en un long tube au-dessus du gland, rappelle beaucoup l'involucre de certains *Corylus* : ses écailles molles sont espacées, courtes, les inférieures, plus longues, atteignent 6-9 millimètres.

Cette espèce donne un bois employé en menuiserie, pour la charpente, la construction, la carrosserie, etc.

41. *P. nhatrangensis* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Cupula pedicellata, crassiuscula, obovata, basi attenuata, apice subrotundata, 20 mm. longa, 18-20 mm. lata, extus tomentosa, intus sericea; squamæ inferiores remotæ, suberectæ, superiores elongatæ, 2-4 mm. longæ, subincurvæ. Glans (perfecta?) inclusa, depressa, apice mucronata, 8-9 mm. alta, 12 mm. diametro ; cicatrix convexa.

Laos : Nha trang, massif du Tan ha (Krempf, n° 1592).

Sous-genre 5. — **Synædrys** (Lindl).

42. *P. cornea* Œrst., *l. c.*, p. 83 ; *Quercus cornea* Loureiro, *Fl. cochinch.*, p. 700 ; *Synædrys cornea* Lindl.

Annam (Loureiro, Eberhardt). — Cochinchine (d'après de Candolle).

42. *P. hemisphærica* Hickel et A. Camus; *Quercus hemisphærica* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 151, et Pl. III, f. 4.

Cette espèce se distingue du *P. cornea* par la paroi du gland bien plus épaisse au milieu de la cicatrice, à anfractuosités très développées, la graine peu haute. Dans le *P. cornea,* la

paroi du gland est presque de même épaisseur dans la con-



Fig. 5. — *Pasania pseudosundaica :* 1, partie d'épi fructifère, gr. nat. — *P. tubulosa :* 2, épi fructifère, gr. nat. ; 3, gland, gr. nat. ; 4, section transversale du gland, gr. nat. — *P. calathiformis :* 5, partie d'épi fructifère, gr. nat. — *P. Magneinii :* 7, partie d'épi fructifère, gr. nat. — *P. Capusii* : 8, gland, gr. nat. ; 9, épi fructifère, gr. nat. — *P. triquetra :* 10 épi fructifère, gr. nat. — *P. truncata :* 11, partie d'épi fructifère, gr. nat. ; 12, gland, gr. nat.

vexité de la cicatrice, les anfractuosités sont nulles ou réduites, la graine développée en hauteur.

Tonkin (Lemarié) ; Yenlang (Balansa, nº 2364) ; Tu phap près de la Rivière Noire (Balansa, nº 2369) ; Dong tung (Bon, nº 5091) ; Chiem hoa, Tuyen quang (Pierre) ; pr. de Bac giang, forêt de Pho vi (A. Chevalier, nº 29658). — Laos : Luang prabang (Dupuy). — Annam (Rigal).

43. *P. cyrtocarpa* Hickel et A. Camus ; *Quercus cyrtocarpa* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 150, et Pl. III, fig. 3.

Tonkin : Ouonbi (Balansa, nº 567) ; mont Bavi (Balansa, nº 2383) ; Quang yen (Château, nº 107).

Sous-genre 6. — **Pseudocastanopsis** Hickel et A. Camus.

44. *P. cerebrina* Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 15 m. alta. Ramuli puberuli. Folia obovato-oblonga, basi cuneata, apice breve acuminata, subtus puberula, rufa vel brunnea, supra viridia, margine serrata, nervis lateralibus utrinque 15-20 subtus elevatis, transversis inconspicuis. Petioli 1,5-2 cm. longi, pilosi. Spica fructifera 5-6 cm. longa. Pedicellus 4 mm. longus. Cupula fragilis, solitaria, pedicellata, subcampanulata, 10-12 mm. alta, 17-18 mm. diametro, intus sericea, extus tomentosa, squamis elongatis acutis adpressis apice excepto connatis obtecta. Glans castanea, longe exserta, subcylindracea, apice mucronata, basi truncata, 25 mm. longa, 15 mm. diametro ; cotyledones intricato-rimosæ.

Tonkin : près de Phu to, réserve forestière de Chânmong (Fleury, coll. A. Chevalier, nº 30117) ; plateau de Than maï à l'est de Hong hoa (Balansa, nº 2380).

Cette espèce, par ses cotylédons cérébriformes, les écailles de la cupule longuement soudées à la base en verticilles peu parallèles, par la fragilité de cette cupule, même par ses feuilles, rappelle beaucoup le *P. calathiformis* Hick. et A. Cam. et le *P. fissa* Œrsted. Elle se distingue par ses fruits bien plus gros, à cicatrice concave.

45. *P. calathiformis* Hickel et A. Camus ; *Quercus calathiformis* Skan, in *Journ. Linn. Soc.*, XXVI, p. 508 (1888) ; *Castanopsis calathiformis* Rehder et Wilson ; *Synædrys calathiformis* Koidjzumi.

Nous ajouterons comme complément à la diagnose de Skan :

Glans 12-14 mm. longa, 7 mm. diametro ; cicatrix convexa ; cotyledones intricato-rimosæ.

Laos : très disséminé au sud de la ligne Sonla à Maison (Dussaud, nº 152). — Inde, Yun-nan.

46. *P. fissa* Œrsted, *in* Kjoeb, *Vidensk. Meddel.* XVIII, p. 76 (1886) ; *Quercus fissa* Champion ; *Q. tunkinensis* Drake del Castillo, in *Journ. de Bot.* (1890), p. 153, Pl. IV, fig. 8-10 ; *Castanopsis fissa* Rehder et Wilson; *Castanea regia* Hance ; *Synædrys fissa* Koidzumi.

Tonkin : mont Bavi ; altitude 900 mètres (Balansa nº 2363) ; pr. Lao kay, Cha pa ; altitude 1 400-1 500 mètres (A. Chevalier, nº 29487). — Laos : Tranninh, région de Xiengk houang (Dussaud, nº 6). — Hong-kong, Haïnan, Chine.

Espèce incomplètement connue.

P. dinhensis Hickel et A. Camus, *nov. sp.*

Arbor 10-15 m. alta, ramis junioribus dense puberulis. Folia coriacea, oblongo-lanceolata, apice acuminata, basi cuneata, 10-14 cm. longa, 2-5 cm. lata, supra glabrescentia, virentia, subtus dense cano-tomentosa, pilis brevibus, margine integra, nervis lateralibus utrinque 12-14 elevatis. Petioli 5 mm. longi. Flores 3-fasciculati. Cupulæ ternæ, basi connatæ, subsessiles, squamis imbricatis. Glans mucronata, imperfecta.

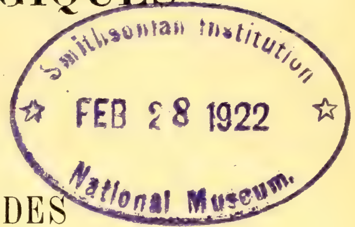
Cochinchine : mont Dinh vers Baria, mont Mu xoai, Binh dinh ; altitude, 300 mètres (Pierre, nº 4969). — Cambodge : Monts Schrall (Pierre, nº 4975[3]).

Les jeunes glands paraissent avoir des cloisons incomplètes.

TABLE DES MATIÈRES

3741-21. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES



I

MUTANTES ET HYBRIDES

L'essor, plein de promesses, des recherches expérimentales sur la variation et l'hérédité qui caractérise le début du xxe siècle est pour une bonne part la conséquence de l'antagonisme de trois théories qui sont proposées pour expliquer l'origine des espèces. Laissant pour une autre occasion l'analyse des travaux récents concernant l'hérédité acquise au sens adopté par M. Costantin (*1*), je me propose d'examiner brièvement les résultats, les contradictions et les oppositions qui apparaissent dans les mémoires des savants qui attribuent aux variations brusques et spontanées des germes (mutationistes), d'une part, aux mélanges sexuels plus ou moins équilibrés (néo-mendéliens), d'autre part, l'influence prépondérante dans le mécanisme des changements spécifiques.

Mutations et fluctuations.

Plus que jamais, il est nécessaire de rappeler les principes des diverses théories; car souvent ceux qui se réclament d'une école ou d'une technique négligent précisément d'en prendre une connaissance approfondie. La Bible des mutationistes est et restera l'ouvrage remarquable *Die Mutations theorie* (2 vol., 1900 et 1903), de Hugo de Vries (*2*). C'est plutôt un traité général des variations héréditaires et de l'hybridation qu'un exposé condensé d'une théorie dégagée des hypothèses suggérées ou défendues par les prédécesseurs. Un tiers de l'ouvrage consacré à l'exposé des variations stables, durant dix années de culture, de l'espèce critique

Œnothera Lamarckiana Ser. est la véritable nouveauté, et il faut réserver à cette partie le titre de *Théorie de la mutation de Hugo de Vries*, si l'on veut éviter des confusions stériles ; c'est un exposé de faits avec coordination des événements, mais sans proposition précise pouvant servir d'explication aux phénomènes observés; il en résulte des règles qui sont mieux dégagées encore dans le *Species and Varieties* (*3*) du même savant. L'adhésion qu'il a donnée à une application que j'en ai faite en 1907 dans ma thèse *Mutation et traumatismes* (*4*) et dans un petit volume de la Bibliothèque de Philosophie scientifique en 1912 (*5*) m'autorise à présenter sous la forme condensée de *Règles* les données essentielles de la théorie du savant hollandais :

1° Les nouvelles *espèces élémentaires naissent tout à coup*, sans termes de passage ;

2° Elles sont, pour la plupart, *complètement stables* dès leur naissance ;

3° Les types nouveaux sont souvent des *espèces élémentaires* nouvelles, non des *variétés* ;

4° Ils apparaissent *en nombre déterminé d'individus* simultanément ;

5° Les propriétés nouvelles n'ont *aucune relation* particulière *avec les fluctuations* ;

6° Elles ne peuvent se grouper dans une suite définie ; les mutations *affectent tous les organes* et les font varier dans tous les sens.

De Vries se proposait, avant tout, de prouver la transmission héréditaire des changements brusques ; il a réussi à imposer son point de vue, surtout si l'on part des définitions plus exactes des deux modes de variations constatées dans l'espèce. Je soutiens qu'il est indispensable d'adopter des définitions plus rigoureuses (*6*, p. 58), calquées en quelque sorte sur celles qui sont employées dans les sciences mathématiques et physiques.

La *variation fluctuante* est *continue*, c'est-à-dire qu'on pourra toujours trouver entre deux étapes aussi rapprochées que l'on voudra une étape intermédiaire. Elle est *réversible* et suit dans son ensemble les règles des *phénomènes physiques* ;

La *mutation* est *discontinue* et *irréversible*. Elle offre tous les caractères des modifications et transformations (addition, substitution, combinaison, dissociation) étudiées en Chimie.

Il y a des états physiques et des espèces chimiques ; ce qui veut dire que la mutabilité est le processus probable et prépondérant de la ségrégation dans l'espèce vivante des discontinuités qui sont les espèces élémentaires ; le milieu détermine leur état.

De Vries a signalé de nombreux exemples de mutations. Les variations à fleurs blanches des espèces à fleurs colorées, à feuilles découpées ou laciniées d'espèces à feuilles simples ou à feuilles simples d'espèces à feuilles découpées, les variations parallèles de nombreuses espèces animales, albinos, à membres tordus, à tête de Bouledogue, à toison ou à plumage frisé sont des exemples classiques que de Vries réunit sous le nom de *variétés* (*3*). A leur sujet, il n'y a pas de discussion, à la condition toutefois qu'on puisse leur appliquer avec rigueur le critérium mendélien sur lequel je reviendrai. Korschinsky (*7*), indépendamment de de Vries, en a réuni un très grand nombre sous le titre *Hétérogenèse* ; son mémoire fournit une multitude de cas qui devraient être étudiés avec les nouvelles méthodes d'analyse. L'ouvrage fondamental de Darwin (*8*) sur la *Variation des animaux et des plantes* en renferme beaucoup d'autres. Il y a des chances pour qu'une faible partie puisse être classée dans la catégorie des variétés régressives; la plupart, comme la Digitale campanulée (*9*) et *Capsella Viguieri* (*10*), sont complexes, le changement stable étant lié à un état anormal (fascie), dont on ne peut le débarrasser. Ces derniers sont évidemment les plus intéressants, car ils fournissent des aperçus sur l'origine et l'enchaînement des caractères nouveaux. J'ai fait une étude détaillée de cas analogues provoqués expérimentalement chez le Maïs (*4*).

Souvent, d'ailleurs, l'équilibre nouveau ne parvient pas à s'établir ; il subsiste une série faible ou abondante de termes de passage entre la forme initiale et la nouveauté définie. Les Trèfles à quatre feuilles, les Cardères tordues (*2*), le Maïs à grains doubles (*11*) rentrent dans cette catégorie ; un exa-

men superficiel de ces derniers exemples pourrait faire croire à une confusion entre les deux modes de variation distingués plus haut ; il n'en est rien. En fait, la lignée qui présente ces variations discontinues se distingue toujours très facilement de la lignée ancienne ; dans celle-ci, les caractères nouveaux n'apparaissent jamais, ou seulement dans une proportion infime, 1 à 2 p. 1000; dans la lignée nouvelle, les caractères nouveaux se présentent toujours si les conditions favorables sont fournies pour leur manifestation. A la mutation proprement dite se superpose la fluctuation qui accentue l'anomalie ou la réduit, au point de la rendre invisible. Les preuves fournies par DE VRIES relatives à la polycéphalie du *Papaver somniferum* peuvent être invoquées dans tous les exemples précédents. L'excès de nutrition ne détermine pas la métamorphose d'une lignée normale en lignée à étamines carpellaires ; mais certains modes de nutrition réduisent à zéro les étamines métamorphosées ; d'autres provoquent la métamorphose de toutes les étamines de la lignée polycéphale, et à la série graduée et continue des valeurs nutritives correspond une série graduée et continue des étapes qu'on peut arbitrairement fixer dans l'épanouissement du caractère nouveau.

Les mutations compliquées de fluctuations sont certainement les plus fréquemment observées ; l'étudiant qui suivrait pendant dix années une vingtaine de lignées prises au hasard en obtiendrait sans doute plusieurs. Mais il ne faut pas tirer de ce fait un argument contre la distinction entre les deux phénomènes. Pour en décider, je me reporte aux phénomènes chimiques ; les réactions de substitution complète sont rares, mais bien connues parce que exposées en détail dans les traités élémentaires ; les équilibres entre différents corps distincts susceptibles de se transformer les uns dans les autres selon les conditions ambiantes sont de beaucoup les plus nombreux, et ils sont régis par une loi générale (Loi des phases de GIBBS), qui s'applique sans aucun doute à la matière vivante. Peut-on exiger des phénomènes biologiques une simplicité et une clarté plus démonstrative que celle dont les chimistes se déclarent satisfaits pour définir leurs types spécifiques?

De Vries a d'abord désigné les lignées modifiées ne fournissant ni variétés, ni espèces stables, sous le nom de *demi-races* (*2*) ; il a adopté ensuite (*3*) le terme *eversporting varieties* (*3*), que j'ai traduit (*4*) par *variétés instables.* Les sélectionneurs utilisent avec succès ces variétés instables pour leurs pedigree, et ils arrivent, en fournissant des indications précises sur leur traitement, à provoquer des succès constants (Choux-Fleurs, Laitues, etc.); la plupart des exemples rapportés par Darwin (*8*) appartiennent à cette catégorie de phénomènes.

Toutefois, il n'est pas démontré que les fluctuations, qui accentuent souvent la nouveauté, ne peuvent intervenir pour provoquer la mutation. Il y a des exemples où les premières semblent préparer la seconde, comme de Vries lui-même (*1*) l'a signalé à propos de la duplicature du *Chrysanthemum segetum* ; l'augmentation régulière et progressive, à chaque génération nouvelle, du nombre des ligules rayonnantes est certainement du domaine de la fluctuation ; l'apparition consécutive d'un fleuron ligulé, dans le disque, résultat de la métamorphose d'un fleuron tubulé, est une mutation. Il y a un lien entre les deux faits et, sans doute, nous touchons de près ici à l'hérédité acquise.

La sixième règle donnée par de Vries ne vise pas l'association fréquente des deux principaux modes de variation, mais bien l'indécision apparente des caractères modifiés par la mutabilité qui affecte tous les organes et les fait varier dans plusieurs directions. A vrai dire, cette règle distingue clairement les *variétés régressives* des mutations spécifiques si nombreuses présentées par les *Œnothera* et par le *Capsella Viguieri.* Dans la grande majorité des exemples où la mutation affecte une disposition organique, et non un caractère superficiel ornemental, il apparaît des anomalies de constitution accessoires, feuilles doubles, ascidies, fascies, torsions, métamorphoses, proliférations ou virescences qui cœxistent assez longtemps, même lorsque le type paraît tout à fait fixé. J'ai insisté (*10*) sur la persistance de l'état de fascie à la dixième génération chez le *Capsella Viguieri*, nouvelle espèce définie par le nombre double des carpelles, la condensation extrême des grappes florales, la longue période végétative,

l'absence ou l'apparition tardive des échancrures des limbes foliacés, variations parallèles et simultanées que je n'ai pu dissocier jusqu'à présent.

En résumé, *mutation* signifie changement brusque des caractères visibles de l'espèce, suivi de la persistance indéfinie du nouvel état, après isolement des lignées. Le changement est discontinu et irréversible, quoique souvent atténué, parfois caché par des phénomènes accessoires où la fluctuation continue et réversible joue un rôle très apparent. Mutation n'entraîne pas d'ailleurs changement de *spéciëité*, c'est-à dire changement profond et fondamental dans le protoplasme de l'œuf fécondé. A mon avis, c'est plutôt un changement d'équilibre des parties constituantes, une modification dans l'attraction réciproque et le groupement des éléments fondamentaux. Beaucoup de mutations s'esquissent, au cours de la vie individuelle, qui ne résistent pas à la rénovation protoplasmique sexuelle ; elles restent des anomalies ; elles ne deviennent pas des mutations.

Variétés régressives et mendélisme.

Les *variétés régressives* sont les cas les plus simples de mutations ; l'étude de leurs propriétés va faciliter l'exposition de ma pensée concernant la nature intime des variations brusques.

Par définition sont appelées *variétés régressives* (*3*, p. 77, et *6*, p. 229) les lignées différant de l'espèce par une particularité qui suit dans les croisements les règles numériques de Mendel (*12*). On sait que de Vries (*13*) les mit en valeur le premier (mars 1900) et en fournit plusieurs applications remarquables au Maïs, au Pavot, à l'Œnothère. Correns, puis Tschermak, d'une manière indépendante, confirmèrent et complétèrent les travaux de leurs devanciers et, durant une décade, imposèrent la notion de *latence*, qui est, quoi qu'on en ait dit, très logique.

La variété régressive, dit de Vries, est « un groupe d'individus dans l'espèce, caractérisé par l'atténuation extrême, ou latence, d'une particularité secondaire », accident qui

n'altère en rien les fonctions essentielles. La couleur blanche des fleurs, le nanisme, le mode de dépôt des réserves dans l'albumen des graines n'entraînent pas de changements, ni dans la germination, ni dans l'assimilation, ni dans la reproduction. De plus, ce sont des qualités d'ordre général, non spécifiques, puisqu'on peut imaginer la possession, dans un temps limité, de lignées à fleurs blanches, de lignées naines, de lignées à réserves hydrolysées chez la grande majorité des espèces communes ou cultivées. De ces deux propriétés résultent les lois numériques de MENDEL, qui régissent la répartition en espèce type, ou en variété régressive, des descendants croisés de ces deux groupes.

Appelant A le caractère de l'espèce, *a* le caractère de la variété, MENDEL découvrit que le croisement donne en première génération tous individus A, en seconde génération 75 p. 100 de descendants A et 25 p. 100 de descendants *a*. En fait, le croisement est équilibré, comme le montre l'épreuve des descendances en troisième génération ; les descendants de deuxième génération *a* sont purs ; parmi les 75 A, 25 sont purs A et 50 se comportent comme les descendants de la première génération. MENDEL est donc conduit à représenter le mécanisme de la transmission par les symboles A pour l'espèce pure, *a* pour la variété, (A*a*) pour la première génération hybride, A + (2 A*a*) + *a* pour la deuxième génération, et il en déduit facilement la composition numérique d'une population dérivée de cette association à une génération quelconque.

Ce faisant, il agit comme un *mathématicien*, qu'il fut, puisque ses fonctions à l'Abbaye de Brünn étaient l'enseignement de la météorologie et de la physique. Il raisonne comme si les caractères A et *a* étaient *totalement indépendants* de l'ensemble des propriétés des individus étudiés ; et, lorsqu'il analyse un autre couple de caractères des mêmes individus, B et *b*, il s'assure qu'ils sont eux aussi indépendants des caractères A et *a* et de l'ensemble des autres caractères en *vérifiant* que la descendance peut être représentée par le produit algébrique :

$$[A + 2\ (Aa) + a]\ [B + 2\ (Bb) + b].$$

La vérification réussit avec les sortes de *Pisum* étudiées par Mendel, et par là même les hypothèses faites sont justifiées.

Avec des *Phaseolus*, la vérification échoue. Mendel ne veut pas abandonner les lois numériques qu'il a trouvées dans le *Pisum* ; il superpose aux hypothèses précédentes deux, trois ou autant d'hypothèses qu'il sera nécessaire pour que les chiffres donnés par l'expérience s'accordent avec les lois numériques. C'est un artifice de calcul et non une preuve, et d'ailleurs Mendel ne s'illusionne pas à ce sujet ; il abandonne ses lois pour se cantonner dans l'étude de la descendance des *hybrides mixtes* entre espèces d'*Hieracium*, entre espèces de *Geum*, etc. Sa correspondance avec Nægeli, rééditée par Correns (*14*), en fournit des preuves décisives et, sans doute, la négligence ou l'oubli des lois de Mendel par ses contemporains n'a pas d'autre cause que l'indifférence de l'auteur lui-même pour les résultats obtenus.

Néanmoins, les néo-mendeliens, avec Bateson (*15*) à leur tête, n'ont pas hésité à généraliser l'œuvre de Mendel et à l'appliquer à quantité de faits plus ou moins clairs. Ils ont réussi en un nombre limité d'exemples à vérifier les *lois numériques*, et j'ai moi-même donné quelques exemples probants. Mais ils n'ont pas démontré que tous les cas de disjonction pouvaient se ramener à la proportion 3 : 1 ou à des proportions dérivées 9 : 3 : 3 : 1 ou 15 : 1, etc. ; les cas douteux sont en majorité. Dans ces derniers, les formes croisées ne peuvent être traitées comme des variétés régressives ; il y a liaison des caractères.

Mendel a énoncé et vérifié, avec un véritable génie, des lois numériques de la disjonction de la descendance dans les croisements de l'espèce avec ses variétés régressives. Il a démontré que certaines particularités ou marques de lignées se comportaient selon un schéma théorique et *indépendamment* de tous les autres attributs de l'espèce. La découverte est, en elle-même, assez belle pour qu'on la laisse intacte sans la déformer par des applications discutables et surtout pour qu'on ne la discrédite pas par un ajustement qui, dans la plupart des cas, est un non-sens. D'après Mendel (*12*), en

effet, « les plantes d'expérience doivent *absolument* satisfaire à certaines conditions », dont les plus importantes sont d'être auto-fertiles et isolées, de posséder des caractères différentiels constants et bien accusés ; surtout *les hybrides et leurs descendants ne doivent éprouver aucune altération notable de fertilité dans la suite des générations.*

D'ailleurs, lorsqu'on passe en revue les caractères qui suivent les lois de Mendel dans toute leur rigueur, on constate qu'ils sont des attributs superficiels, produits le plus souvent par l'arrêt de développement d'une particularité secondaire. Je cite volontiers l'exemple du Maïs à grains sucrés, caractère récessif par rapport au Maïs à grains amylacés ; le faux embryon de la variété sucrée ne possède pas l'enzyme ou plutôt le coagulant qui fait déposer les réserves sucrées sous la forme d'amidon solide. Je dis ne possède pas, alors que le terme *ne possède pas en quantité suffisante* serait plus exact. Il n'y a aucune raison de penser que le dépôt des réserves sucrées se passe autrement dans les solutions organiques que dans les fioles du laboratoire ; tout se passe comme si la réserve restait en état de sursaturation et qu'il manque le cristal germe, on dit en botanique « le chondrioconte », qui sert de noyau de condensation aux solutions sucrées pour fournir l'amidon. L'embryon vrai ne souffre pas de cet état particulier des réserves, puisqu'il est obligé de dissoudre l'amidon, lorsque l'albumen est déposé sous cette forme.

Tout le monde est d'accord pour admettre que la variété à grains sucrés du Maïs dérive par une mutation simple du Maïs à grains sucrés. C'est une variation brusque, et, entre la phase variété et la phase espèce, on n'a trouvé jusqu'à présent qu'une ou deux phases d'équilibre intermédiaires (Maïs à grains dextrinés). Il y a donc des mutations simples qui suivent les lois numériques de Mendel, mais il n'en résulte pas du tout que les mutations en général soient astreintes à ces lois. Et surtout, il ne peut être question de les appliquer lorsque la fertilité de la mutante ou de l'espèce souche laisse à désirer. La vérification est impossible et l'hypothèse dangereuse, puisqu'elle se superpose à d'autres hypothèses qu'elle ne peut consolider.

Au contraire, on conserve à Mendel tout son mérite et on est en droit de pénétrer plus intimement dans la notion de changement spécifique, si l'on prend soin de se débarrasser de ces phénomènes accessoires. Avant de le faire, je signalerai quelques points sur lesquels les preuves expérimentales laissent beaucoup à désirer. Elles touchent de très près à la cause des mutations. On constate que les variétés régressives ne sont jamais tout à fait épurées du caractère dominant ou spécifique ; il reste des traces très légères de violet sur les éperons des Violettes à fleurs blanches, et souvent une légère pigmentation des pattes ou des oreilles sur les Cobayes et les Souris blanches. Le caractère ne fait pas défaut ; il est latent et ne trouve pas les circonstances favorables pour s'accentuer. Les individus récessifs sont, d'autre part, considérés comme offrant les plus grandes garanties de pureté, et la question se pose de savoir si l'on ne se trouve pas en présence d'un phénomène analogue à celui que Raulin (*16*) a mis en évidence dans ses expériences classiques sur la nutrition et le développement des moisissures ; une trace de zinc ajoutée au bouillon de culture accélère l'assimilation dans des proportions énormes ; son absence totale réduit énormément la croissance.

L'expérience suggérée par ce rapprochement n'a pas, à ma connaissance, été réalisée jusqu'à présent. Elle consisterait à compléter l'organisme récessif par l'apport extérieur de l'élément banal et indépendant qui déterminera le virage, l'accélération de croissance, ou le dépôt des réserves sous une forme déterminée. Les expériences contestées d'ailleurs de Mac Dougal (*17*), qui injecte des solutions dans les ovaires et croit obtenir des mutations de *Raimannia odorata*, sont des tentatives vouées à l'insuccès, semble-t-il. Je n'ai rien obtenu jusqu'à présent au cours des dizaines d'essais tentés sur des lignées bien définies. Les parasites et les tubes polliniques paraissent être les moyens naturels qui facilitent la pénétration de corps nouveaux dans le protoplasma. Il n'est pas impossible, d'après les travaux de Noël Bernard (*18*) et de J. Magrou (*19*), que des parasites nécessaires à la tubérisation déterminent par contact la filtration des éléments excitateurs du dépôt d'amidon, et Molliard (*20*) montre que

des solutions plasmolysantes conduisent à des résultats analogues.

Les tubes polliniques offrent sur ces moyens accidentels de meilleures chances de réussite. On connaît un bon nombre d'espèces typiques qui ont été reconstituées par la combinaison heureuse de deux variétés. Bateson (*21*), croisant ensemble deux variétés de *Lathyrus* à fleurs blanches, obtient des lignées à fleurs rouges indéfiniment stables ; l'apport qu'une quantité de matière impondérable, inutile à la propagation parfaite de la variété, détermine pour une durée indéfinie le virage au rouge des cellules des pétales de toutes les fleurs. De même, dans mes croisements de l'Orge, j'ai constaté que la combinaison de *Hordeum nudum* à grains nus, mais à rachis solide, avec une Orge à deux rangs à rachis solide, donne toujours un haut pourcentage de rachis fragiles et que certains hybrides à grains enveloppés conservent pendant six générations cette fragilité, caractère nouveau ou *hybridmutation* au sens propre du mot. Recombinant par le croisement deux lignées d'Orges à épis fragiles j'obtiens, en plus de descendants à épis fragiles, des Orges à grains nus dont les rachis sont solides. Or les rachis ne sont fragiles que si les plantes sont récoltées bien mûres; et, dans les étés secs, les épis prématurément jaunis conservent un rachis solide, et leurs grains germent. Il y a, dans le premier cas, latence de la fragilité du rachis par constitution génétique ; dans le second cas, latence de la fragilité du rachis par action du milieu. Tower (*22*) a observé des faits analogues dans ses croisements de *Leptinotarsa decemlineata* ; une atmosphère saturée d'humidité modifie dans des proportions inaccoutumées les prévisions mendéliennes et la dominance.

J'ai étudié (*23*) un très bel exemple de l'action du milieu sur la disjonction inattendue d'hybrides récessifs. Il s'agit de l'Orge à deux rangs à épis dressés (*Hordeum distichum erectum*) à grains lisses ; les lignées stables et contrôlées avec une méthode rigoureuse pendant une dizaine d'années donnent lieu à des retours, qui paraîtraient de véritables mutations si l'on n'en connaissait pas l'origine ; la sécheresse des terrains calcaires du centre de la France et certaines

conditions climatériques favorables sont la cause immédiate de cette variation; il n'est pas douteux, d'autre part, que le caractère est latent dans la lignée, c'est-à-dire imprimé dans les cellules reproductrices.

Toutefois, nous sortons ici du cadre des croisements entre l'espèce et ses variétés régressives ; l'Orge à épis dressés dérive de la combinaison de *H. Zeocriton* et de *H. distichum nutans*, qui sont deux bonnes espèces élémentaires, distinctes par de nombreux caractères divergents et non accouplés.

Hérédité liée au sexe et mutations.

J'ai rappelé à dessein que MENDEL avait posé comme conditions fondamentales pour l'application de ses lois l'autofécondité absolue et continue et la parfaite fertilité des descendants. Sous l'impulsion de TH. H. MORGAN (*24*) et de son assistant C.-B. BRIDGES, une importante série de recherches ont été poursuivies aux États-Unis sur la descendance d'une petite Mouche, *Drosophila ampelophila*, dont ces savants ont obtenu des dizaines de mutations très curieuses en moins de dix années. Il est vrai que cette Mouche s'élève commodément en vase clos et qu'il est facile d'en obtenir plusieurs générations par année. Mais je soupçonne fort que les conditions d'élevage ne sont pas tout à fait étrangères aux résultats obtenus, surtout en ce qui concerne les malformations et les mortalités, parfois excessives. Les données expérimentales en cultures aseptiques de DELCOURT et GUYÉNOT (*25*) fournissent des preuves évidentes de mon assertion.

Quoi qu'il en soit, MORGAN et BRIDGES se réclament de l'autorité de MENDEL (*26*, *47*) et affirment que leurs résultats sont une application remarquable des lois numériques de la ségrégation dans la descendance. Mais ils ajoutent aussitôt que ces lois ne s'appliquent qu'avec des tempéraments, en ce sens que bon nombre des caractères étudiés sont liés au sexe et qu'ils sont si intimement fixés dans la matière héréditaire qu'on peut être assuré que les causes déterminantes des caractères en question, ou gênes, sont matériellement situées en des points définis de chromosomes particuliers.

Enfin la plupart des caractères distingués sont liés les uns aux autres.

Avant de faire un exposé, nécessairement bref, de leurs preuves, je constate : 1° que *Drosophila ampelophila* est un matériel médiocre pour perfectionner les lois numériques de Mendel. En moins de dix années, cette espèce aurait fourni des milliers de mutantes avec changement brusque de centaines de particularités. Dans le tableau publié par T. H. Morgan, en 1916, on constate que les mots manquent pour les désigner et qu'il serait nécessaire d'ajuster à la nomenclature usuelle une table analogue à celle que Broca a proposée pour sérier la couleur des yeux (*Éosine*, *Vermillon*, *Pink*, *Peach*, *Cherry*, *Sepia*, *Purple*, etc.). Les races humaines avec leur diversité paraissent simples à côté des lignées cultivées de cette petite Mouche.

2° La mortalité, effrayante, serait due à des facteurs mendéliens. Jusqu'à 1916, il fallait *8 lethals* particuliers pour justifier les résultats ; mais on a constaté des cancers héréditaires (M.-B. Stark, *29*) et d'autres phénomènes analogues qui complètent les accidents d'élevage. Il est curieux qu'on ait pu affecter un coefficient d'activité à toutes ces causes d'erreurs ; le degré de certitude est d'ailleurs précisé avec des décimales ajoutées aux pourcentages.

3° Certains caractères anormaux, tels que des membres complémentaires avec des articles en nombre variable, dépendent manifestement de la température. D'après M. A. Hoge (*28*), le caractère nouveau serait lié au sexe, tantôt dominant, tantôt récessif et serait du type de ceux qui définissent les variétés instables, très rare dans les lignées sauvages (moins de 1 p. 100), atteignant jusqu'à 13,9 p. 100 des individus sélectionnés. Le facteur déterminant serait étroitement lié à la couleur vermillon de l'œil.

Comme plus de trente mémoires renfermant des dizaines de pages de données numériques ont été publiés sur ce sujet, faire d'autres extraits provoquerait la rédaction d'un volume copieux. Je n'ai pas eu l'occasion, d'ailleurs, d'en lire un résumé d'ensemble suffisamment clair pour le comparer, ligne par ligne, au si remarquable mémoire de Mendel.

A mon avis, MORGAN étudie des phénomènes compliqués, qui n'ont qu'accidentellement et exceptionnellement des points de contact avec l'hérédité alternante ou mendélienne. Les lignées en culture sont variables, mal fixées ; les caractères mis en opposition sont peu précis et variables, au moins en partie, avec le milieu ; la fertilité des parents et de leurs combinaisons laisse tellement à désirer qu'on est en droit de soupçonner qu'il y a eu hybridation préalable entre espèces divergentes [Voir la notion des spéciéïtés de NAUDIN (*30*)].

Mais il subsiste de cet énorme effort des faits remarquables dont le plus saillant est l'inégale valeur des éléments mâles et des éléments femelles au point de vue de la transmission des caractères. La découverte de l'hérédité liée au sexe n'est pas due à MORGAN [Voir M. CAULLERY (*31*)], mais ses travaux donnent un relief considérable à un mode d'hérédité, que je qualifie d'exceptionnel, en ce sens que le père et la mère, quoique identiques ou classés dans la même espèce, se comportent en quelque sorte comme s'ils appartenaient à des espèces différentes. Au lieu de lignées pures, ou d'épuration des ascendants, il y aurait, à chaque combinaison sexuelle, superposition d'hybrides.

Les théories développées par T. H. MORGAN et par BRIDGES mettent clairement ce fait en évidence (*17*). La femelle de *Drosophila ampelophila* possède quatre paires de chromosomes, dont une spéciale (liée au sexe XX) et distincte de la paire équivalente du mâle. Chez ce dernier, les chromosomes liés au sexe sont de deux types ; l'un d'eux est droit, identique aux X de la femelle ; l'autre est arqué Y. De nombreuses mensurations montrent que X étant évalué à 100 comme longueur, Y donne pour la longue branche 71, pour la courte branche 41, au total 112. *Drosophila ampelophila* est donc un Insecte dont le mâle a deux sortes de spermatozoïdes, X et Y ; la fécondation d'œufs par le sperme X donne les femelles ; la fécondation d'œufs par le sperme Y donne les mâles. Jusqu'à présent, le schéma général suit assez exactement celui des autres exemples déjà cités par CAULLERY (*31*, chap. XIV). Mais il y a une nouveauté.

Drosophila est en crise de mutation ; de 1913 à 1916,

Morgan et ses collaborateurs ont découvert environ une cinquantaine de mutations liées au sexe. Grâce à cette circonstance, ils ont pu déterminer la position, dans le chromosome X ou Y, de l'élément figuratif de chacune des mutations envisagées. Les auteurs supposent, en effet, que les chromosomes X ou Y, ou l'un et l'autre, peuvent s'enrouler (*crossing-over*) au cours de la reconstitution nucléaire qui suit la fécondation, et cet enroulement, lorsqu'il se produit au point précis où se trouve le gène, ou élément représentatif du caractère étudié, modifie le pourcentage des descendants offrant la corrélation des caractères liés au sexe. Pour certains caractères de la couleur des yeux, par exemple pour les couleurs *white*, *éosine*, *cherry*, les pourcentages de déviations sont équivalents ; il en résulte que ces différentes particularités, combinées entre elles par le croisement, se comportent comme des caractères mendéliens vrais, qu'elles sont allélomorphes entre elles. Si la théorie est exacte, leurs gènes doivent se trouver au même point matériel du chromosome X. Mais le plus souvent les déviations sont divergentes, et, comme le *crossing-over* s'est produit en un point déterminé, les auteurs admettent que les divergences évaluées en pour cent définissent la position sur le chromosome X des gènes qui correspondent à chacun des caractères dont la transmission mendélienne est imprévue.

Grâce à cette analyse, dont il faut contrôler les données par de multiples croisements, Morgan réussit à situer les divers gènes tout le long d'un trait qui est l'image fortement grossie de leur distribution sur le chromosome X. Dans la distribution donnée par Bridges (*27*), la couleur du corps *yellow* se trouve à 0,0 de l'origine, *tan* à 27,5, *sable* à 43 divisions ; les couleurs des yeux *white*, *éosine*, *cherry* à 1,1 de l'origine, *vermillon* à 33,0, et ainsi de suite. Des expériences complémentaires ont, d'autre part, permis de situer sur les chromosomes non liés au sexe les positions respectives des gènes correspondant à divers caractères qui se comportent d'une manière identique, que l'on ait affaire comme porteur au père ou à la mère ; la couleur des yeux *sepia* est à 0,0 du chromosome ; *pink* et *peach* occupent la position 25 ;

purple est à 40,6 de l'origine d'un autre chromosome.

Plus les données numériques sont nombreuses, plus est grande la précision avec laquelle la position respective des différents gènes est définie. Ces nombres dépassent la plupart de ceux qu'on a coutume de donner dans les expériences de croisement ; en 1916 on avait noté 81 299 individus à corps jaune et à yeux blancs ; 110 701 individus à ailes *miniature.*

Sans doute, il subsistera des indications intéressantes de ce formidable travail qui correspond assez bien aux données astronomiques de repérage des étoiles. Mais nous sommes dans une étude qui diffère, à tous points de vue, de la théorie mendélienne.

Le *schéma géographique* imaginé par MORGAN s'applique exclusivement au matériel étudié dans son laboratoire, à savoir quelques lignées aberrantes du *Drosophila ampelophila.* Il ne peut servir de guide pour l'analyse de la constitution héréditaire d'autres lignées de *Drosophila*, précisément parce qu'il repose sur des liaisons spéciales constatées dans certaines lignées. Il n'a de commun avec le procédé mendélien que les dénombrements et les symboles ; ici, les symboles n'expliquent rien ; ils sont des commodités d'écriture comme les numéros d'ordre des catalogues d'importantes maisons de commerce. Dans la théorie mendélienne, les symboles correspondent à une infinité de cas répartis sur une infinité de lignées. Il y a donc des *lois numériques mendéliennes* et il existe une *carte de la distribution des gènes du Drosophila* étudié par MORGAN.

De plus, le lecteur est effrayé par la complexité croissante du phénomène au fur et à mesure que les épreuves se prolongent. Sans doute, il accepte qu'on poursuive l'expérience pour atteindre à une précision plus grande, mais il constate avec effroi que chaque publication nouvelle introduit de nouveaux gènes ; c'est un procédé commode, pour éviter les contradictions, de glisser des inconnues nouvelles dans les équations insolubles ou aboutissant à des conclusions différentes des épreuves antérieures ; mais il est difficile d'accorder une attention sérieuse à pareille méthode de travail. Les auteurs répondront que l'être vivant est complexe et qu'ils ne conçoivent pas d'exemples dont le schéma géographique

des gènes soit simple. Ils ont probablement raison, mais je leur répondrai que la traduction, avec des symboles de convention, de séries d'expériences, n'est pas une œuvre scientifique au sens propre du mot et que les titres mêmes des journaux scientifiques encombrés par cette profusion de symboles (*Journal of experimental Zoology*, — *Genetics*) donnent au lecteur l'espoir qu'il y trouvera davantage.

Néanmoins, je constate en faveur de ma thèse que, parmi la centaine de mutations découvertes chez *Drosophila*, quelques-unes, moins d'une dizaine, sont des allélomorphes entre elles et avec le caractère accouplé du type sauvage. J'ai déjà cité la couleur des yeux *white*, *éosine* et *cherry*. En conséquence, parmi les multiples possibilités d'équilibre d'une espèce systématique *Drosophila ampelophila*, il y a de très rares *variétés régressives* au sens adopté dans ce mémoire et une centaine de formes à caractères liés qui sont des espèces élémentaires. Que donneraient, après des études génétiques analogues, les Épervières (*Hieracium*), les *Rubus* et les *Rosa* ?

Mutations des Œnothères.

Les mutations de l'*Œnothera Lamarckiana* étudiées par de Vries (*2*, *32*) sont rarement des variétés régressives (*Œ. brevistylis*, *Œ. gigas nanella*) et très souvent de nouvelles espèces élémentaires. Bien qu'elles soient étudiées depuis 1894 par de nombreux savants distingués, tant en Europe qu'aux États-Unis [Ch. Bailey, Bartlett, Boulenger, E. J. Hill, Heribert-Nilsson, Honing, Shull, Small, Thompson, Vail et surtout inlassablement par de Vries (Voir *Bibliographie* jusqu'en 1913, au n° *32*)], on est loin d'entrevoir clairement une ou plusieurs causes définies à l'état de mutabilité de cette espèce (1).

(1) Je laisse de côté la suggestion donnée par Zeylistra (*36*), concernant la possibilité d'une mutation *nanella* à la suite de l'infection des graines ou des plantes par un *Micrococcus*. On obtient des naines saines en améliorant la culture et en augmentant la dose de phosphate de chaux. Il est fort curieux que la mutation *Œ. biennis nanella*, naine dérivée du croisement *biennis cruciata* × *biennis* (Stomps, *37*), ait donné lieu aux mêmes observations.

Actuellement, les avis sont partagés. Les uns, avec de Vries, prétendent que les mutations sont des variations discontinues qui naissent dans les cultures à la fois dans les lignées pures et dans les hybrides où figure un ascendant en mutation, d'où le polymorphisme complexe observé ; d'autres, avec Bateson, Renner et surtout Héribert-Nilson, soutiennent que ce sont des cas particuliers de combinaisons mendéliennes, très complexes en raison du nombre des facteurs disloqués ; pour Lotsy, elles constituent simplement des lignées hybrides au sens de Naudin et se rapprocheraient sensiblement de la variation désordonnée décrite par cet auteur. Malheureusement, la preuve essentielle manque. Dans aucun des groupes on n'a réussi à isoler de dominant homozygote, c'est-à-dire de type défini absolument stable ; on manque de l'espèce dépourvue d'hybridations récentes ou de mutations, indispensable pour apporter un éclaircissement.

Il subsiste en effet des doutes, qu'on n'a pu lever malgré des recherches multiples sur l'origine sauvage ou horticole de l'*Œ. Lamarckiana.* La plante étudiée par de Vries (*33*) est identique jusqu'aux plus infimes détails aux échantillons secs des herbiers de Michaux, de Lamarck, de Pourret. Depuis plus d'un siècle, l'espèce elle-même ne s'est donc pas modifiée, et, comme elle est répandue en Europe depuis le milieu du siècle dernier par les marchands grainiers, l'intervention du climat ne paraît pas être prépondérante. Actuellement l'espèce est commune à l'état sauvage en Angleterre, et il est probable que les graines du commerce proviennent de ces lignées introduites depuis longtemps par Michaux ; de Vries l'a trouvée spontanée en Hollande sur les confins de la forêt d'Hilversum ; depuis 1909, elle se multiplie à Bellevue (Seine-et-Oise), dans les pelouses, sans soins particuliers, et je viens d'en recevoir des échantillons récoltés dans la dune de Paris-Plage (Pas-de-Calais), par M. Thuillier, en octobre 1921.

La station sauvage américaine reste introuvable. Davis (*34*) a obtenu une plante très voisine sinon identique à *Lamarckiana* à la suite de croisements entre espèces améri-

caines sauvages *Œ. grandiflora* Ait. et *Œ. biennis* L. Il arrive précisément que certains de ces hybrides présentent la mutabilité du *Lamarckiana*, et on pourrait supposer que l'hybridation en est la cause essentielle. De Vries (*33*) répond que bon nombre d'espèces sauvages bien définies du genre *Œnothera* présentent, elles aussi, la mutabilité et que cette tendance est transmise dans les croisements interspécifiques. Davis n'a fourni aucune preuve que les espèces souches de ses expériences fussent dépourvues de cette qualité héréditaire ; tout indique le contraire.

C'est en effet une découverte essentielle des dernières années que plusieurs des espèces d'Œnothères les mieux définies présentent la mutabilité avec les caractères de *Lamarckiana*. De Vries (*35*) en a donné des preuves pour la vulgaire *Œ. biennis*, si commune en Europe. En 1900, Ernst de Vries découvrit dans les dunes de Sandport, Hollande, un seul exemplaire d'*Œ. biennis* avec pétales linéaires nommée depuis *Œ. cruciata* ; elle est stable et encore actuellement suivie ; en 1903, parmi 600 plantules cultivées, H. de Vries y découvrit une *Œ. biennis nanella*. Plus tard, Stomps (*37*) obtint la même *biennis nanella* du croisement *cruciata* × *biennis* et en plus une forme *Œ. biennis semigigas*. Enfin, d'un seul individu *biennis*, prélevé dans un lot fort homogène des dunes de Beverwyk, Hollande, il obtint 900 individus normaux et 1 *biennis nanella*, 1 *biennis semigigas* et 4 individus *biennis sulfurea* à fleurs jaune pâle. Enfin Gates nomme une forme *Œ. biennis lata* par analogie avec la forme *lata* de *Lamarckiana*.

Les mêmes résultats ont été obtenus avec l'*Œ. suaveolens* Desf., si commune à Samois (forêt de Fontainebleau). En 1912, des graines ont été prélevées par de Vries lui-même, que j'accompagnai à la station sur laquelle j'avais fait de nombreuses observations dix années auparavant. En 1916, de Vries (*39*) avait obtenu six mutantes, après quatre générations de plantes isolées et dans les proportions habituelles de 1 à 3 p. 100, à savoir *Œ. suaveolens apetala*, demi-race donnant des pourcentages variables de plantes à fleurs dépourvues de pétales ; *Œ. s. lata*, variation parallèle à *Lamarckiana lata ;*

Œ. s. sulfurea, variation parallèle à *Lamarckiana lata ; Œ. s. sulfurea*, variation parallèle à *Œ. biennis sulfurea* et *Œ. s. lutescens*, variation parallèle à une mutation présentée par l'*Œ. grandiflora* Ait., plante sauvage de l'Alabama.

Les plantes américaines produisent, en effet, des mutations identiques pour partie, différentes le plus souvent des mutations obtenues dans la descendance des espèces acclimatées en Europe depuis plusieurs siècles. Ainsi, d'une *Œ. biennis Chicago*, récoltée par DE VRIES, en 1904, sur les bords du Missouri, près de Courtney, on obtint deux mutantes à caractères nouveaux *Œ. b. salicastrum* à feuilles étroites et atteignant jusqu'à 3 mètres de haut, très élancée mais peu ramifiée, et *Œ. salicifolia*, très ramifiée au contraire dès la base, ne dépassant guère 1 mètre et portant des feuilles presque linéaires, de petites fleurs dressées et de longs fruits minces. DAVIS (*38*), qui soutient que la mutabilité de l'*Œ. Lamarckiana* est le résultat d'hybridations méconnues, avoue cependant que, parmi les Œnothères américains, il n'y a sans doute pas d'espèce linnéenne mieux définie que *Œ. biennis*, et cet avis pourrait être confirmé pour l'*Œ. biennis* d'Europe, qui n'a jamais été considérée par quiconque comme une espèce douteuse ou critique. Ses études sur la mutabilité de l'*Œ. biennis*, où il constate lui aussi des mutations parallèles à celles de l'*Œ. Lamarckiana*, sont convaincantes ; il a des présomptions, mais non des preuves.

On pourrait présenter de même les mutations parallèles ou nouvelles reconnues aux États-Unis par R. GATES (*40*) sur *Œ. muricata*, par BARTLETT (*41*), sur *Œ. grandiflora* et *Œ. stenomeres*. COBB et BARTLETT (*42*), étudiant une autre espèce sauvage américaine *Œ. pratincola*, attirent l'attention sur un fait singulier : des lignées en apparence identiques, récoltées à l'état sauvage à Lexington en 1912, donnent naissance à des mutations très apparentes dès le jeune âge ; les unes sont *nummularia*, dont les plantules ne portent que des feuilles orbiculaires plates, et les autres sont *formosa*, dont les plantules ont les feuilles roulées. La manière de se comporter des diverses lignées, tant au point de vue des mutantes elles-mêmes qu'au point de vue des formes qui

dérivent de leur croisement, dépend essentiellement du point de départ. Autrement dit des plantes identiques à tous les points de vue se comportent très différemment en ce qui concerne leur constitution génétique. J'ai donné (*39*) un exemple analogue très frappant étudié sur la descendance du *Geum intermedium*, hybride stable réalisé artificiellement à partir d'espèce bien définies et très homogènes *G. urbanum* L. et *G. rivale* L. La grande homogénéité des caractères végétatifs n'est pas l'indice d'une constitution sexuelle et héréditaire homogène, comme j'ai pu m'en rendre compte depuis chez de nombreuses formes sauvages ou cultivées (*Primula*, *Centaurea*, *Salvia*, *Triticum*, *Linum*, etc.).

Bartlett explique les résultats de ses épreuves en faisant un timide appel aux théories de Morgan. Dans la ségrégation des caractères qui se produit au moment de la différenciation des éléments sexuels, les gamètes d'*Œ. pratincola* ne sont pas équivalents ; certaines mutations, qui se transmettent uniquement par les éléments femelles, sont dues à des facteurs absents dans les éléments mâles. Il y aurait donc *hétérogamétisme* partiel. Dans la reconstitution des œufs à partir des gamètes non identiques, il resterait des résidus non équilibrés donnant naissance à des caractères ne suivant pas les règles de la ségrégation mendélienne. Nous allons en retrouver d'autres cas.

Mutations en masse et stérilité.

Bartlett (*43*) a dénommé *massmutation* les cas où le changement brusque affecte simultanément un haut pourcentage d'une lignée supposée pure. Dans la majorité des cas, même dans le *Drosophila* étudié par Morgan, la mutation est toujours un phénomène rare, la proportion des individus aberrants dépassant peu 1 p. 100. Or, dans quelques lignées d'Œnothères américains suivies par Bartlett, les pourcentages sont très élevés et se rapprochent des proportions numériques prévues selon la ségrégation mendélienne. Ainsi *Œ. pratincola* a donné quatre masses mutantes : *formosa*, *albicans*, *revoluta*, *setacea*. De Vries nota le même phénomène

dans la descendance de certaines *Œ. grandiflora* Ait. (*44*), récoltées en 1912, en Alabama, qui donnèrent quelques rares mutantes *lorea* et *gigas* (2 à 4 p. 100) et une masse d'*ochracea* (15, 20 et 44 p. 100). Cette dernière mutation serait due, d'après DE VRIES, à une disjonction d'hybride selon le schéma mendélien, avec les conceptions de caractère lié au sexe et de l'activité de facteurs *lethals*.

Imaginons *Œ. grandiflora* pur, débarrassé de ses mutations secondaires et, d'autre part, une mutation *ochracea* limitée à l'un des éléments sexuels ; le produit de la fécondation, présumée monohybride, se résolvera à la seconde génération en trois groupes : l'un sera la mutation *ochracea* apparaissant dans la proportion voisine de 25 p. 100 ; la seconde sera une mutante hybride analogue à celle de la génération précédente et précisément du type de l'*Œ. grandiflora* rencontrée à l'état sauvage ; le troisième devrait être un *grandiflora* épuré et sans mutations *ochracea*. Or, jamais on ne rencontre ce dernier type ; sa formation est, selon la terminologie adoptée par MORGAN, annihilée par un facteur *lethal* agissant avant ou après les fusions nucléaires. Beaucoup d'exemples d'hérédité liée au sexe s'expliquent sans difficultés avec cette dernière hypothèse, qu'on doit admettre provisoirement.

Le même mécanisme expliquerait, d'après DE VRIES (*45*), la fréquence des demi-races ou *variétés eversporting* qui sont les mutations les plus communes, comme je l'ai dit plus haut. Les lignées aberrantes de Maïs stérile (DE VRIES), la fréquence des plantules albines et incapables de croître de *Linaria vulgaris* (25 p. 100), *Papaver Rhœas* (15 à 30 p. 100), *Clarkia pulchella* (9 à 13 p. 100), en sont d'autres cas où le *lethal* agit au cours de la vie végétative. J'ai observé des aberrations du même ordre dans les lignées de Maïs mutantes après traumatisme (*4*, p. 166), et, à différentes reprises, j'ai isolé des lignées d'Orges (*Hordeum distichum*) qui fournissaient d'importants pourcentages de plantules albinos ou panachées, et cela pendant trois ou quatre générations successives. Les plantes auto-stériles (Trèfles, *Salvia*, *Linaria vulgaris peloria*), rentrent sans doute dans la même catégorie de faits. D'après cette hypothèse, les variétés instables pourraient être rat-

tachées à des schéma mendéliens plus ou moins précis ; les proportions numériques prévues seraient troublées ou rendues méconnaissables par la fréquence des mortalités, fréquence sans doute très sensible à l'action du milieu, puisque, en général, celui-ci modifie les proportions des anomalies partiellement héréditaires et leur intensité.

Depuis que l'attention de DE VRIES a été attirée sur ce côté particulier de la mutation, il semble qu'il penche de plus en plus vers l'adhésion aux principes de l'École de MORGAN. Dans un autre mémoire très documenté (*46*), qui d'ailleurs ne fournit pas de preuve décisive, DE VRIES insiste sur le très haut pourcentage des déchets à la germination de quelques espèces d'Œnothères, précisément chez celles dont il a étudié les mutations avec le plus de soin ; *Œ. Lamarckiana* donne rarement plus de 50 p. 100 de bonnes graines et *Œ. suaveolens* rarement plus de 30 p. 100, alors que, chez les autres espèces d'Œnothères, 85 à 95 p. 100 évoluent en plantules. Chez ces dernières, d'ailleurs, la mutabilité restreinte est encore très sensible. Il y aurait donc lieu de distinguer désormais les mutations en masse et les mutations rares ; mais les traits de ces deux catégories de phénomènes ne se dégagent pas facilement les uns des autres.

Hybrides mixtes. — Hybrides jumeaux et demi-mutantes.

La recherche de lignées pures, qui a échoué avec les plantes sauvages, et même avec les dérivées des masses mutantes qui devraient être des récessifs purs, a conduit DE VRIES à faire de nombreuses hypothèses qui se superposent sans fournir l'explication correcte du phénomène. Il semble que les phénomènes héréditaires des Œnothères peuvent se classer dans tous les modes d'hérédité connus (*6*).

En fait, DE VRIES a obtenu des hybrides tout à fait stables, sans disjonctions ultérieures, du type du *Geum intermedium* ou de l'*Ægilops speltæformis* (*6*, hérédité mixte), en croisant entre elles des espèces divergentes et distinguées par LINNÉ, telles que *Œ. muricata* × *Œ. biennis*, ou *Œ. Sellowii* × *Œ. biennis*, ou *Œ. muricata* × *Œ. Lamarckiana*. Pour ces deux der-

niers exemples, les hybrides figurés et leurs réciproques sont identiques. Il n'en est pas de même pour le premier.

A la vérité, à un examen superficiel, *Œ. muricata* × *Œ. biennis* se classe bien près de *Œ. biennis* × *Œ. muricata*, les formes étant intermédiaires entre les deux parents ; elles offrent une analogie de traits qui force à les réunir, mais un examen attentif montre que la première ressemble plus à *biennis* qu'à *muricata* par ses larges feuilles et ses fleurs grosses, que la seconde par ses feuilles étroites et ses petites feuilles est plus voisine de *muricata* ; autrement dit, l'hybride mixte est double et ressemble davantage au père ; la combinaison ordinaire et la réciproque donnent donc des familles stables, mais distinctes.

Les *twins-hybrids* (*48*) ou les *zwillingsbastarde* (*32*) sont des formes stables elles aussi, obtenues par des croisements entre espèces définies et assez divergentes, mais qui fournissent deux types au lieu d'un seul. Le croisement *Œ. Lamarckiana* × *Œ. biennis* donne un type unique dont la stabilité fut vérifiée jusqu'à la quatrième génération ; mais le croisement *Œ. biennis* × *Œ. Lamarckiana* donne deux types assez différents du précédent et entre eux. De même *Œ. Lamarckiana* × *muricata* existe, mais si peu fertile qu'on ne peut en suivre la descendance ; par contre, *Œ. muricata* × *Lamarckiana* est fertile et donne deux types intermédiaires entre les parents et stables. L'une des formes est, dans la plupart des cas, à feuilles larges, plates, d'un vert clair et à fleurs grandes ; par analogie avec la mutante du *Lamarckiana*, de Vries l'appelle *f. læta* ; l'autre, à feuilles étroites, plus ou moins ondulées, d'un vert grisâtre et plus ou moins velues, à fleurs petites, est désignée *f. velutina*. Or, ces deux formes apparaissent simultanément, en proportions équivalentes, dans un grand nombre de croisements (*Œ. biennis* × *Œ. brevistylis*, *Œ. biennis* × *rubrinervis*, *Œ. muricata* × *nanella*, etc.). D'où l'importance accordée dans les exposés aux *hybrides jumeaux*.

La combinaison *muricata* × *Lamarckiana* au cours de cinq expériences a donné 50, 66, 61, 47, 38 *f. læta*, en moyenne 50 p. 100 et, en général, les formes peuvent être distinguées par un œil exercé à l'état de rosette. De Vries recommande

cependant de pousser la culture des hybrides jumeaux jusqu'à l'état adulte, car il arrive que 2 à 3 p. 100 des plantules désignées comme *læta* donnent des petites fleurs, que 2 ou 3 p. 100 de plantules *velutina* donnent de grandes fleurs (1).

Quoi qu'il en soit, les hybrides jumeaux sont des formations fréquentes, reconnues dans presque toutes les combinaisons hybrides entre espèces d'Œnothères. Leur étude a conduit de Vries (*49*) à l'isolement d'une mutante *simplex* qui paraît devoir jouer dans l'avenir un rôle important. Apparue en 1906, dans la descendance de *Lamarckiana* pur, elle présente la plus grande analogie avec la forme *velutina*, mais en diffère par sa grande fécondité. Alors que toutes ou presque toutes les graines de *velutina* avortent, que *Lamarckiana* ne donne que 50 p. 100 de bonnes graines, *simplex* donne presque exclusivement des graines de bonne qualité. Au point de vue des caractères végétatifs et surtout des feuilles, les trois formes sont aussi étroitement alliées et sériées dans le même ordre ; *velutina* à feuilles étroites d'un vert rougeâtre et *simplex* à feuilles larges d'un vert clair sont les extrêmes d'une série dont *Lamarckiana* formerait le type moyen. De plus, les croisements *Œ. simplex* × *Œ. velutina* et *Œ. velutina* × *Œ. simplex* fournissent des lignées de plantes presque identiques à *Lamarckiana*, sauf en ce qui concerne les ondulations des feuilles et aussi la haute fécondité, car les hybrides, de même que *Œ. simplex*, donnent plus de 90 p. 100 de bonnes graines. D'où la conception nouvelle de de Vries relative à l'origine de l'*Œ. Lamarckiana*.

Imaginons un *Lamarckiana* dépourvu, par mutation, des gamètes (portant le facteur *lethal*) du type *velutina* ; on obtient ainsi une forme qui ne donne pas d'hybrides jumeaux

(1) Les formes jumelles sont presque toujours auto-stériles. Dans le croisement *muricata* × *Lamarckiana* de 1901, tous les *læta* furent entièrement stériles ; les *velutina* ont été très peu fertiles, maintenues difficilement durant quatre générations avec autofécondation ; mais les plantes observées portaient toutes les traits *velutina*. Cette faible fécondité a été observée dans mes croisements de Blés très divergents (*Triticum monococum* × *durum*), et le type que j'ai obtenu (*6*, p. 188) a repris sa fertilité première en conservant les caractères accusés de *durum*. J'ai noté que la stérilité était en rapport avec la persistance marquée de caractères juvéniles, de collenchyme dans les tiges adultes ; c'est sans doute cette persistance de l'état juvénile qui est regardée comme un des facteurs *lethal* dans les conceptions de de Vries et de Morgan.

et qui se reproduit identique à elle-même, c'est-à-dire un groupe de plantes qui a toutes les propriétés et caractéristiques de l'*Œ. simplex*. Désormais *Œ. simplex* sera donc en quelque sorte le *Lamarckiana* épuré sur lequel on cherchera l'origine et la cause des mutations peu nombreuses, car il en donne exactement comme le *Lamarckiana*. En raison de sa haute fertilité, les pourcentages obtenus dans les disjonctions seront plus corrects, et par suite les lois numériques mendéliennes pourront mieux se dégager, si toutefois elles s'appliquent.

Le comportement des hybrides jumeaux a conduit RENNER (*50*) à une conception plus simple, qui toutefois, d'après DE VRIES, ne paraît pas justifiée par les faits. Cet auteur a étudié avec méthode la formation et les causes d'avortement des embryons dans les graines des *Œ. Lamarckiana* ; sur 66 embryons étudiés, 25 étaient bien formés, 21 étaient petits et ronds, 20 étaient avortés. S'appuyant, d'autre part, sur les qualités exceptionnelles des lignées stériles ou presque, *f. læta* et *f. velutina*, il fait le raisonnement suivant : en supposant ces deux dernières formes viables et isolées, le croisement *f. læta* × *f. velutina* donnerait en première génération *Lamarckiana* se comportant comme monohybride et en seconde génération 25 p. 100 *læta* × *læta*, 50 *læta* × *velutina* et 25 *velutina* × *velutina* ; les deux types purs ne donnent que des graines vides, tandis que l'hybride mixte persistant seul paraîtrait un *Œ. Lamarckiana* stable.

Mais DE VRIES (*46*) s'est assuré que l'étude de RENNER n'était pas probante ; les graines à embryons petits et ronds sont d'autant plus abondantes que les conditions de croissance des fruits sont plus favorables. Les nombreux prélèvements et essais de graines donnent bien une moyenne de 50 p. 100 de graines incapables de germer, tant chez *Œ. Lamarckiana* que chez *Œ. suaveolens* ; de plus, dans les croisements avec les deux espèces, la forte mortalité se comporte comme un caractère récessif, tandis que le croisement *Lamarckiana* × *suaveolens* élève le pourcentage des bonnes graines au taux normal, c'est-à-dire à 80-95 p. 100. Parmi les mutantes, certaines (*lata*, *scintillans*) se comportent comme *Lamarckiana*, d'autres (*gigas*, *rubrinervis*), comme les types anciens d'Œno-

thères. Enfin l'objection la plus grave à la conception de Renner, c'est qu'il fait dériver *Lamarckiana* du croisement de deux types purs, incapables d'exister comme tels.

La découverte d'une demi-mutante *Œ. rubrinervis* (*51*), qui serait d'après de Vries le résultat de la fusion d'un gamète mutant avec un gamète normal *velutina* d'*Œ. Lamarckiana*, a provoqué une conception nouvelle, qui est décalquée en quelque sorte sur la théorie de T.-H. Morgan. En fait, *Œ. rubrinervis* autofécondé donne un quart de graines vides, un quart d'individus *deserens*, très voisin de *rubrinervis*, mais à bractées et à fleurs plus larges et tout à fait fertiles, enfin 50 p. 100 d'individus *rubrinervis.* L'hypothèse a été contrôlée par le croisement de la forme *deserens* avec les mutations *velutina.* En dehors de la mutation en masse *deserens*, *Œ. rubrinervis* ne donne guère d'autres mutantes.

D'où l'hypothèse donnée en janvier 1919, concernant la nature de la mutabilité de l'*Œnothera Lamarckiana* (*51*, p. 2). L'espèce en question produit à chaque génération deux sortes de gamètes déterminant une mutabilité secondaire en *velutina.* Ces *velutina* sont liées à un facteur *lethal* qui les tue à l'état de jeunes embryons. La mutation en masse *deserens* de la mutante ordinaire *rubrinervis* se comporte au point de vue de la perte du *lethal velutina* comme l'*Œ. simplex* se comporte vis-à-vis d'*Œ. Lamarckiana.*

Conclusions. — Les mutations vraies (variations brusques avec pourcentages très faibles, 0,1 à 2 p. 100) de l'*Œnothera Lamarckiana* se retrouvent chez la plupart des autres espèces sauvages d'Œnothères, soit aux États-Unis dans leurs stations naturelles, soit en Europe, où elles ont été introduites depuis deux à trois siècles et où elles sont multipliées et naturalisées sans changement apparent considérable. Dans ces conditions, et en raison du fait que les croisements de lignées mutantes avec des lignées fixes donnent des lignées mutantes, il y a des chances de croire que la mutabilité proprement dite est antérieure à la différenciation des espèces *Œ. Lamarckiana*, *Œ. biennis*, *Œ. suaveolens*, *Œ. grandiflora*, etc.

L'étude des croisements des mutantes avec les espèces

origines, et aussi des espèces anciennement différenciées entre elles ou avec leurs mutantes, fait reconnaître un nouveau mode de mutabilité ou *mutation en masse* qui s'interprète commodément selon le schéma des disjonctions mendéliennes.

Mais, pour fournir une explication satisfaisante des nombreux cas offerts, les conventions de MENDEL ne suffisent pas ; il faut adopter pour partie les conceptions et le langage conventionnels de T.-H. MORGAN relatifs, d'une part, à la liaison des caractères entre eux et à la liaison de certains caractères au sexe, d'autre part et pour ainsi dire par voie de conséquence, imaginer des facteurs *lethals* agissant de façons différentes dans les divers cas particuliers envisagés.

Un gros effort a été fait pour épurer, en quelque sorte, les formes encombrées de *lethals* pour en obtenir des types plus uniformes. Ainsi la lignée *Œ. Lamarckiana mut. simplex* est un *Œ. Lamarckiana* épuré, à caractères mieux définis et plus accusés ; de même *Œ. rubrinervis mut. deserens* est un *Œ. rubrinervis* épuré. Les types épurés sont autofertiles et leurs graines presque complètement fécondes ; les types non épurés sont stériles pour partie, suivant des proportions qui suivent les lois numériques de MENDEL dans leurs grands traits.

Mais il arrive que le milieu ambiant active, ou réduit fortement les mortalités, si bien qu'à l'aide de cet artifice tous les faits peuvent être commodément expliqués. En définitive, les lois numériques de MENDEL ne seraient plus qu'un cadre commode fournissant des abréviations de langage pratiques pour l'exposé des résultats ; mais les individus mêmes ne seraient jamais l'expression de la nature réelle des entités spécifiques ; l'influence du milieu s'y ferait fréquemment sentir. Par cette explication, la notion même de *mutation* ou de *variation brusque* des qualités héréditaires perd une grande partie son originalité et ne s'oppose plus, comme je l'ai fait au début de cet article, aux variations continues et réversibles. J'aime mieux croire pour le moment que *Drosophila ampelophila* et *Œnothera Lamarckiana*, lignées à demi stériles, sont des exemples mal choisis pour l'étude des lois de la mutabilité.

Dans une prochaine revue, j'examinerai les recherches

très importantes concernant la mutation et la sexualité, relatives à la distinction, à l'individualité des chromosomes et de leurs éléments ou gènes. Il est indispensable de les connaître pour apprécier à leur juste valeur les multiples travaux relatifs à l'origine brusque des espèces.

L. Blaringhem.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Costantin (J.), L'hérédité acquise, Paris, 1901.

2. Vries (H. de), Die Mutationstheorie, 1900-1903, Leipzig, 2 vol.

3. — Species and Varieties. Their origin by Mutation, Chicago, 2e édit., 1906. Une traduction française, par L. Blaringhem, 1907, Paris, Alcan.

4. Blaringhem (L.), Mutation et traumatismes, 1907, Paris, Alcan.

5. — Les transformations brusques des êtres vivants, 1911, Paris, Flammarion.

6. — Les problèmes de l'hérédité expérimentale, 1919, Paris, Flammarion.

7. Korschinsky (S.), Heterogenesis und Evolution, Flora, 1901, Bd. LXXXIX, p. 240.

8. Darwin (Ch.), De la variation des animaux et des plantes, traduction Barbier, 1879, 2 vol.

9. Blaringhem (L.), Hérédité et nature de la pélorie de *Digitalis purpurea* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXI, 1920, p. 252).

10. — A propos de l'hérédité des fascies de *Capsella Viguieri* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXIX, 1919, p. 298).

11. — Production par traumatisme d'une forme nouvelle de Maïs à caryopses multiples (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXX, p. 677).

12. Mendel (G.), Versuche über Pflanzenhybriden, Brünn, 1865. Une traduction française par A. Chapellier, dans *Bull. Sc. France et Belgique*, 1907, t. XLI, p. 371-419.

13. Vries (H. de), Sur la loi de disjonction des hybrides (*C. R. Ac. Sc.*, mars 1900, t. CXXX, p. 845).

14. Correns (C.), Gregor Mendels Briefe an Carl Naegeli 1866-1873 (*Abh. d. math. ph. Kl. Kön. Sachs. Gesellsch. der Wissen.*, 1905, Bd. XXIX, p. 191-265).

15. Bateson (W.), Mendel's Principles of heredity, London, 1909.

16. Raulin (V.), Études chimiques sur la végétation (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 1869, 5e série, t. XI).

17. Dougal (D.-T. Mac), Alterations in heredity induced by ovarial treatments (*Bot. Gazette*, 1911, t. LI, p. 241-257).

18. Bernard (N.), Mécanismes physiques d'actions parasitaires (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1902, 5e série, t. VI).

19. Magrou (J.), Symbiose et tubérisation (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 1921, 10e série, t. III).

20. Molliard (M.), Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Rev. gén. Bot.*, 1907, t. XIX).

21. Bateson (W.), *Reports of the Evolution committee*, 1902, et (*15*).

22. Tower (W. L.), Evolution of the Chrysomelid beetles (*Carnegie Pub.*, nº 12, 1913).

23. Blaringhem (L.), Études sur les hybrides d'Orges (*Hordeum*) (*Ann. Sc. agronom.*, 1921, 6ᵉ série p. 177-230 et 2 pl.).

24. Morgan (T. H.), An attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex limited inheritance in *Drosophila* (*Journ. of exp. Zoology*, 1911, t. XI, p. 365-411). — Heredity of body color in *Drosophila* (*Journ. exp. Zool.*, 1912, t. XIII, p. 27-43, etc.), et A critique of the theory of evolution, Princeton, 1916.

25. Delcourt (A.) et Guyénot (E.), Génétique et milieu (*Bull. Sc. France et Belgique*, 1911, t. XLV).

26. Morgan (T. H.) and Bridges (C.-B.), Sex-linked inheritance in *Drosophila* (*Pub. nº 237, Carneg. Inst. of Washington*).

27. Bridges (C. B.), Non-disjonction as proof of the chromosome theory of heredity (*Genetics*, I, nºˢ 1 et 2, 1916).

28. Hoge (M. A.), Influence of temperature on developpement (of *Drosophila*) (*Journ. exp. Zool.*, t. XVIII, p. 257 et suiv.).

29. Stark (M. B.), An hereditary tumor in the fruitfly *Drosophila* (*Journ. of Cancer*, 1918, t. III, p. 281-299).

30. Naudin (Ch.), Quelques considérations sur l'espèce et la variété ; modification proposée à la définition de l'espèce en botanique (*C. R. Ac. Sc.*, 1858, t. XLVI, p. 341).

31. Caullery (M.), Les problèmes de la sexualité, Paris, 1913.

32. Vries (H. de), Gruppenweise Artbildung, Berlin, 1913, p. 348-352.

33. — The probable origin of *Œnothera Lamarckiana* Ser. (*Bot. Gazette*, 1914, t. LVII).

34. Davis (B. M.), Some hybrids of *Œnothera biennis* and *O. grandiflora* that ressemble *O. Lamarckiana* (*Americ. Natur.*, 1911, t. XLV, p. 193-233).

35. De Vries (H.), The coefficient of mutation in *Œnothera biennis* (*Bot. Gazette*, 1915, t. LIX).

36. Zeylistra (H. H.), *Œnothera nanella* de Vries, eine krankahfte Pflanzenart (*Biol. Cent.*, 1911, t. XXXI, p. 129-138).

37. Stomps (T. J.), Parallele Mutationen bei *Œnothera biennis* (*Ber. deut. bot. Ges.*, 1914, t. XXXII).

38. Davis (B. M.), Parallel Mutations in *Œnothera biennis* L. (*Amer. Nat.*, 1914, t. XLVIII).

39. Blaringhem (L.), Stabilité et fertilité de l'hybride *Geum urbanum* L. × *Geum. rivale* L. (*C. R. Ac. Sc.*, 1920, t. CLXX).

40. Gates (R. R.), A contribution to a knowledge of the mutating Œnotheras (*Trans. Linn. Soc. London*, *Botany*, 1913, t. VIII).

41. Bartlett (H. H.), Additional evidence of mutation in *Œnothera* (*Bot. Gazette*, 1915, t. LIX) et The mutations of *Œnothera stenomeres* (*Amer. Journ. bot.*, 1915, t. II).

42. Cobb (F.) and Bartlett (H. H.), On Mendelian inheritance in crosses between mass-mutating and non-mass-mutating strains of *Œnothera pratincola* (*Journ. of the Washington Acad. of Sc.*, 1919, t. IX).

43. Bartlett (H. H.), Mutations en masse. (*Amer. nat.*, 1915, t. XLIX) et Mass mutation in *Œnothera pratincola* (*Bot. Gazette*, 1915, t. LX).

44. Vries (H. de), Massmutations and twin hybrids of *Œnothera grandiflora* Ait. (*Bot. Gazette*, 1918, t. LXV).

45. Vries (H. de), Halbmutanten und Massenmutationen (*Ber. deut. bot. Ges.*, 1918, Bd. XXXVI).
46. — Gute, harte und leere Samen von *Œnothera* (*Zeits. f. ind. Abst. u. Verb.*, 1916, Bd. XVI).
47. — Mutations of *Œnothera suaveolens* Desf. (*Genetics*, 1918, t. III).
48. — On twin hybrids (*Bot. Gazette*, 1907, t. XLIV).
49. — *Œnothera Lamarckiana* mut. *simplex* (*Ber. deut. bot. Ges.*, 1919, Bd. XXXVII).
50. Renner (O.), Befruchtung und Embryobildung bei *Œnothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten (*Flora N. F.*, t. VII) et Ueber Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen von *Œnothera* Bastarden (*Ber. deut. bot. Ges.*, 1919, Bd. XXXVII).
51. Vries (H. de), *Œnothera rubrinervis*, a half mutant. (*Bot. Gazette*, 1919, t. XLVII).

II

SEXUALITÉ EXPÉRIMENTALE DES BASIDIOMYCÈTES

Les recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes ont été poursuivies par Mlle Bensaude, au Laboratoire de Botanique de l'École normale supérieure, sous la direction attentive de notre regretté maître, le professeur L. Matruchot. La pensée qui avait guidé l'éminent professeur en conseillant à son élève le choix de ce sujet, l'importance des résultats obtenus malgré les difficultés que présentait une étude souvent abordée déjà, en font une œuvre qui prend rang parmi les travaux biologiques les plus marquants de ces dernières années. M. Matruchot devait en exposer à cette place les points essentiels : faits nouveaux désormais acquis à la science, clartés jetées sur d'autres faits connus, mais demeurés jusqu'alors énigmatiques ou contradictoires. C'est le sentiment de profonde gratitude que j'éprouve à son égard qui m'encourage à tenter de me faire ici l'interprète de sa pensée (1).

La première partie du travail est consacrée à une étude morphologique et cytologique des diverses sortes de mycélium présentées en culture pure par le *Coprinus fimetarius* L. (qui constitue le principal matériel) et deux autres Agaricinées dont le mycélium adulte porte également les anses d'anastomose si fréquentes chez les Basidiomycètes.

La germination de la spore donne naissance au mycélium primaire, constitué par un thalle filamenteux irrégulier,

(1) La mort qui vient d'enlever si brutalement Matruchot à la science l'a empêché de rédiger cet article, qu'il avait promis aux *Annales*. M. Plantefol, son élève, a bien voulu se charger d'exposer les idées de son maître qu'il connaissait très bien. (*Note de la Direction.*)

où le noyau unique de la spore se divise un certain nombre de fois. Des cloisons séparent bientôt ce thalle en articles : tantôt ce sont des cloisons à épaississements basidophiles qui se produisent à la suite de mitoses, tantôt de fausses cloisons qui ne sont que des épaississements centripètes de la membrane cellulaire, et qu'on rencontre surtout dans les régions vieillies. Le thalle, d'abord continu, devient subcontinu, apocytique, c'est-à-dire à articles plurinucléés. Aucune des cloisons de ce mycélium ne présente d'anses d'anastomose. On assiste à un bouturage du thalle par des propagules nommées oïdies, formées sur des branches courtes du mycélium, s'isolant en cellules uninucléées et susceptibles, pendant un temps d'ailleurs court, de germer en poussant un tube mycélien et de se fusionner avec les cellules voisines, au même titre que toutes les cellules du thalle, où les anastomoses sont fréquentes.

On voit bientôt paraître dans la culture, à la suite de ce mycélium primaire, un mycélium secondaire très différent d'aspect : le fait morphologique essentiel, c'est la présence d'une anse anastomotique accompagnant chaque cloison. La cytologie en est plus différentielle encore : chaque cellule présente deux noyaux. Le mycélium primaire montrait quelques cellules binucléées, mais d'une façon indifférente, au milieu de cellules à un ou plusieurs noyaux. Ici, rigoureusement, toutes les cellules sont binucléées.

Enfin l'étude de la dynamique cytologique de ce mycélium secondaire apporte des faits nouveaux et fort suggestifs. La division cellulaire normale s'y fait par la formation de cloison avec anse anastomotique. C'est vers le milieu des cellules terminales des hyphes, points de croissance des filaments jeunes, que s'observe le phénomène (fig. 1). Les noyaux, encore au repos, s'y trouvent généralement dans le voisinage l'un de l'autre. La division cellulaire s'annonce par la formation sur le flanc de la cellule d'un petit bourgeon recourbé vers l'arrière, l'un des noyaux (que nous appellerons *a*) s'y engage, tandis que l'autre (*b*) demeure au centre du filament, au voisinage de *a*. Puis tous deux se divisent, *a* dans le bourgeon, *b* dans la cellule. Les phases de la division

de chaque noyau vérifient les données classiques sur la division mitotique ; la destinée des quatre noyaux fils constituait, au contraire, une étude absolument neuve. Le fuseau mitotique de b s'allonge suivant l'axe même de l'hyphe ; les deux noyaux fils b_1 et b_2, qui se reconstituent en s'éloignant l'un de l'autre, se trouvent dans l'hyphe, b_1 à sa partie proximale, b_2 à sa partie distale. Le fuseau mitotique de a que nous avons vu pénétrer dans le bourgeon s'étend forcément un peu obliquement par rapport au fuseau de b ; l'un de ses noyaux fils (a_1) pénètre jusqu'à l'extrémité du bec du bourgeon qui se recourbe en crochet vers la partie proximale de l'hyphe, tandis que le second noyau fils (a_2) rentre dans l'intérieur de l'hyphe, se déplaçant vers sa partie distale. En même temps à peu près, apparaît une cloison dans la région équatoriale de chaque fuseau, de sorte qu'un moment la cellule en division se trouve partagée en trois : une cellule distale contenant deux noyaux fils (a_2, b_2) d'origine différente ; une cellule proximale avec b_1 pour noyau ; une petite cellule constituée par le bourgeon et contenant le noyau a_1. Puis la croissance du bourgeon en amène le bec recourbé à se fusionner avec la cellule proximale où pénètre le noyau a_1. Il ne reste donc plus que deux cellules également binucléées ; l'anse qui persiste n'est que le témoignage du chemin suivi par le noyau a_1; la cloison qui l'a séparée de la cellule distale, presqu'à la base du bourgeon primitif, témoigne du point où s'est placé l'équateur du fuseau a_1a_2, de même que la cloison principale pour le fuseau b_1b_2. Ainsi comprend-on parfaitement les caractères morphologiques et cytologiques du mycélium secondaire : présence d'anses d'anastomose aux cloisons et cellules binucléées.

Ainsi la division cellulaire est caractérisée par l'existence d'une mitose conjuguée de deux noyaux intimement liés entre eux. Il y a là analogie parfaite, avec les mitoses conjuguées des Urédinées d'abord, avec celles décrites par Maire dans ses recherches cytologiques sur les Autobasidiomycètes ensuite. Les deux noyaux d'une même cellule sont des *noyaux conjugués* ; leur ensemble constitue un *dicaryon*, ce terme impliquant division simultanée et parallèle de ses deux

éléments. Mais une particularité nouvelle se trouve ajoutée au fait général par suite de la formation et du rôle spécial de l'anse anastomotique. D'ailleurs, la présence de celle-ci, constante au début du mycélium secondaire, cesse sur le tard d'en être une caractéristique ; les anses d'anastomose ne se forment plus ; on en revient à la division conjuguée définie précédemment par Maire. D'autre part, l'analogie

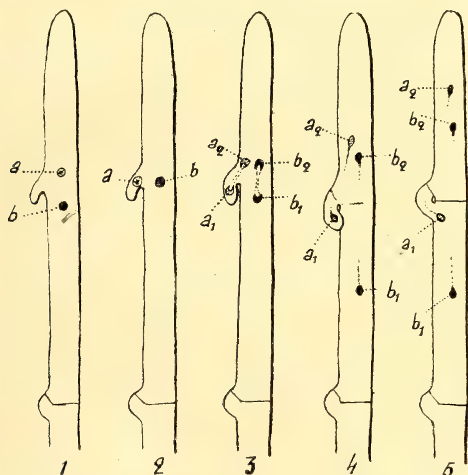


Fig. 1. — Figure schématique représentant les phases de la division conjuguée et montrant le rôle que joue l'anse d'anastomose dans cette division (d'après Mlle Bensaude).

entre le phénomène cytologique qui vient d'être étudié et la division conjuguée dans l'hyphe ascogène de *Pyronema confluens* décrite par Claussen est d'autant plus frappante que le caractère morphologique fourni par l'anse anastomotique peut être retrouvé là aussi par un esprit averti (fig. 2). Il sera intéressant de comparer dans le cycle de ces deux Champignons les moments où se produit ce singulier phénomène (1).

(1) Lors de l'apparition du travail de Mlle Bensaude, une partie des faits que nous venons de résumer avaient fait l'objet d'une étude dont les résultats furent identiques, notamment en ce qui concerne la mitose conjuguée et le rôle des anses d'anastomose. Paru en 1915 seulement, dans les *Zeitschrift für Botanik* (p. 369), le travail de Kniep était ignoré en 1917 de Mlle Bensaude et de notre maître, M. Matruchot, les ouvrages et périodiques allemands ne parvenant pas à cette date à la bibliothèque de l'École Normale. Il y a donc là plus qu'une simple confirmation de faits déjà observés, et l'intérêt est grand de

Mais les résultats acquis dès maintenant sont mis en relief par les hypothèses qu'ils suggèrent et qui nous conduisent à une seconde partie du travail où l'auteur s'élève des données purement cytologiques aux idées sur l'alternance des générations et sur la sexualité et institue dans ce domaine une expérimentation féconde.

C'est des travaux d'Hofmeister que datent les premières notions sur l'alternance des générations chez les végétaux, chacun comprenant dans son évolution deux tronçons successifs tout à fait différents dans leur forme, leur structure et leur développement : l'un, le gamétophyte, issu de la spore et produisant des gamètes dont la fusion donne un œuf, l'autre, le sporophyte issu de l'œuf et produisant des spores identiques à celle où le cycle a son point de départ. Deux temps sont particulièrement importants et limitent les deux tronçons : la fécondation caractérisée par la fusion des gamètes, et la formation des spores. Une part des efforts des botanistes, dans ces cinquante dernières années, a été de rechercher dans les divers groupes du règne végétal les variations de ce schéma.

Pour les Basidiomycètes, les organes sexuels devaient être non sur le chapeau (sporophyte, puisque producteur des spores), mais à l'origine de celui-ci. Van Tieghem, en 1875, croit trouver des organes mâles et femelles sur les thalles nés de spores de *Coprinus*. Leur fécondation donnerait naissance au chapeau sporifère. Revenant sur son interprétation, Van Tieghem s'efforce ensuite de démontrer que les Basidiomycètes, comme d'ailleurs tous les Champignons supérieurs, ne présentent aucune trace de sexualité. Ce mot implique alors l'existence d'organes sexuels morphologiques différenciés du reste du végétal, et généralement aussi

voir deux chercheurs parvenir, indépendamment l'un de l'autre, à propos d'espèces et de genres différents, à une même découverte. Son caractère de généralité en est d'autant moins discutable.

On aura l'occasion de voir, dans la suite de cette analyse, quelle part d'originalité comportait par ailleurs le travail de M[lle] Bensaude. Elle s'est trouvée en avance sur Kniep dans la partie expérimentale de ses recherches. On verra avec quelle clarté y sont élucidés les faits relatifs à la sexualité des Basidiomycètes. Ils constituent d'ailleurs la partie la plus suggestive de ces remarquables recherches.

s'opposant entre eux par des caractères sexuels plus ou moins apparents. Mais les progrès de la cytologie fournissent des méthodes nouvelles : la fécondation se caractérise surtout par les phénomènes de fusion des gamètes, la formation des spores par ceux de la réduction chromatique. Pour les divers groupes de Basidiomycètes, ce sont d'abord les faits relatifs à la formation des spores au sein de la baside que la cytologie met en lumière. Du côté de la fécondation, les faits semblent *a priori*, très simples, et la fusion nucléaire qui se produit à l'origine de la baside peut paraître longtemps satisfaire à sa

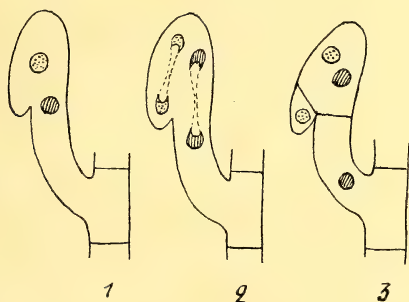


Fig. 2. — Figure schématique montrant les phases de la division conjuguée précédant la fusion caryogamique dans l'hyphe ascogène de *Pyronema confluens*. Elle met en évidence la similitude des divers stades de cette division avec les stades 1, 3 et 4 de la figure 1, et l'analogie que présentent dans leur rôle le bec de l'hyphe ascogène chez *Pyronema confluens*, et l'anse anastomotique des hyphes végétatives secondaires chez *Coprinus fimetarius* (figure schématique d'après Claussen).

définition : le tronçon sporophytique se limite aux deux divisions qui succèdent à cette fusion et qui aboutissent à la production de quatre basidiospores.

Cependant la notion de fécondation se complique : sa définition logique avait semblé : fusion des deux gamètes, protoplasme à protoplasme et noyau à noyau. Déduire qu'elle a été réalisée de ce que l'on a constaté la fusion de deux noyaux, c'est seulement négliger ce qui se passe du côté des protoplasmes, à peine différenciables cytologiquement. Mais on sait que, dans le règne animal, chez les Copépodes, la fécondation se produit sans fusion des noyaux des gamètes qui se rapprochent seulement ; pendant de longues séries de divisions, dans l'embryon, les noyaux mâles et femelles

restent côte à côte, distincts. Fécondation n'implique donc point caryogamie. Dans le règne végétal, les faits peuvent être analogues : les deux noyaux qui se fusionnent au cours du développement de la baside sont comparables à ceux des cellules somatiques des embryons de Copépodes, où la fusion nucléaire ne se réalise qu'après de nombreuses divisions parallèles des noyaux rapprochés par la fécondation. Il faut donc, comme dans ce cas, rechercher avant la caryogamie le moment où se produit la fécondation, c'est-à-dire où se forme par plasmogamie la première cellule binucléée.

Dans le groupe des Urédinées, où les progrès des recherches sur les Basidiomycètes sont le plus rapides, on distingue ainsi une longue phase sporophytique, où les noyaux sont associés en dicaryons. Chez le *Puccinia graminis*, au début de la formation des écidies, il y a fécondation par fusion de deux cellules végétatives, sans aucune différenciation sexuelle. Les deux noyaux de la cellule-œuf demeurent côte à côte, constituant un dicaryon. La séparation de leurs deux lignées persiste jusqu'au moment où les phénomènes de la méiose, précédant la formation des spores, s'accompagnent d'une fusion intime des deux noyaux.

Pour les Autobasidiomycètes, on connaissait bien, lors des recherches de Mlle Bensaude, l'existence d'un tronçon binucléé analogue au tronçon sporophytique des Urédinées, et celle d'un tronçon uninucléé ou plutôt apocytique, issu de la germination de la spore. Le passage de celui-ci à celui-là n'était pas suffisamment connu, malgré les recherches antérieures. Les hyphes secondaires naissent dans l'enchevêtrement du mycélium primaire ; voir directement où et comment était à peu près impossible. Mais les caractères morphologiques et cytologiques lui servant de guides, Mlle Bensaude put vérifier que l'apparition des dicaryons et celle des anses sont toujours deux phénomènes concomitants. Restait à voir si, comme Maire l'avait prétendu, les deux noyaux du premier dicaryon provenaient bien, par division, d'un seul noyau du tronçon primaire.

Des cultures faites à partir d'une seule spore amenèrent Mlle Bensaude à constater la stérilité indéfinie d'un mycélium

primaire isolé : il garde ses caractères morphologiques et cytologiques et ne produit point de chapeaux sporifères. Les thalles sont généralement polyspermes, puisque nous avons vu s'anastomoser fréquemment les hyphes issues de spores voisines. Étudiant attentivement les thalles monospermes, Mlle Bensaude distingue par des caractères morphologiques différents deux sortes de mycéliums primaires (α et β). L'un surtout (β), produit des oïdies très abondantes. Enfin une culture mixte des deux thalles montre dans la zone où ils se rejoignent l'apparition de longues hyphes de mycélium secondaire : elles naissent chacune de l'anastomose de deux filaments appartenant nécessairement l'un au thalle α, l'autre au thalle β ; les dicaryons apparaissent à la suite d'une plasmogamie entre une cellule du thalle β et une cellule du thalle α ; le cycle des Autobasidiomycètes est conforme à celui des Urédinées ; la fécondation y apparaît comme la fusion des protoplasmes de deux cellules végétatives, accompagnée d'un simple rapprochement des noyaux. Il y a, par rapport à la fécondation des Phanérogames, par exemple, retard de la caryogamie, qui se produit seulement immédiatement avant la méiose. Est-ce à dire, d'ailleurs, que le processus de la fécondation et l'évolution cytologique y soient foncièrement différents ? Ne pourrait-on trouver l'équivalent de ce retard de la caryogamie dans les nombreux faits qui, parlant en faveur de l'individualité des chromosomes, tendent à établir l'autonomie persistante des substances nucléaires paternelle et maternelle jusqu'à une fusion complète des chromatines, réalisée au moment de la méiose seulement ?

La fécondation se produit donc par fusion de cellules végétatives sans aucune différenciation sexuelle. Tel est encore le cas, lorsque ce ne sont point deux hyphes de thalle différents qui s'anastomosent, mais bien une oïdie d'un thalle qui vient à germer près d'une hyphe appartenant à un thalles complémentaire et à s'anastomoser avec elle. Étant donné le caractère végétatif des oïdies, il y a là encore *pseudogamie*, pour employer la terminologie de Hartmann. Cette notion particulière de la fécondation prend d'ailleurs toute sa valeur lorsqu'on oppose les phénomènes cytologiques qui accom-

pagnent l'anastomose de deux cellules de thalles complémentaires (c'est-à-dire la fécondation) à ceux qui se produisent lors d'anastomoses entre deux filaments de thalles de même signe. Dans ce cas, les noyaux réunis ne persistent pas tous ; s'agit-il d'anastomoses entre deux filaments du mycélium secondaire, l'article anastomotique ne comporte bientôt plus quatre noyaux ; il semble que la matière nucléaire de deux d'entre eux soit en quelque sorte digérée et que le thalle rétablisse sa forme normale, puisqu'il ne renferme plus qu'un dicaryon.

Il y a donc, chez le *Coprinus fimetarius*, des thalles primaires de deux sortes, complémentaires. C'est la première fois que l'hétérothallie est signalée chez les Basidiomycètes. Elle n'y est d'ailleurs point générale, puisque Brefeld a obtenu la fructification de certaines espèces de ce même genre *Coprinus* à partir de cultures monospermes. La spécialisation sexuelle est donc plus ou moins précoce chez les Basidiomycètes. Ici elle existe dès la spore, et déjà, pendant ses premiers stades, le jeune thalle montre des caractères sexuels secondaires. Remarquons, d'ailleurs, l'espèce de compensation qui se trouve réalisée entre la précocité de la spécialisation sexuelle et l'aptitude à la fécondation qui semble dévolue à toute cellule du mycélium primaire.

On voit assez les mérites du travail de Mlle Bensaude : il met de l'ordre dans des faits précédemment connus ; il établit des faits nouveaux : en le lisant, on éprouve une satisfaction intellectuelle à sentir les choses sortir de la confusion pour devenir claires et simples. Les idées y foisonnent : ce sont des analogies établies entre des groupes divers, Basidiomycètes et Ascomycètes, Champignons et Végétaux supérieurs ; ce sont des suggestions sur maintes questions de la biologie. C'est donc l'œuvre d'un esprit éminemment scientifique, formé un peu à l'image de celui du maître que nous venons de perdre et pour qui, dans la science, l'Unité possédait un tel attrait.

PLANTEFOL.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

M[lle] M. BENSAUDE, Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes, Nemours, 1918.

(*Nota.* — Il reste encore quelques exemplaires de la thèse de M[lle] Bensaude. La vente en est confiée à la librairie Lhomme.)

KNIEP, Beiträge zur Kenntniss der Hymenomyceten (*Zeitschrift f. Bot.*, Bd. V, 1913 ; VII, 1915 ; VIII, 1916 ; IX, 1917).

— Ueber morphologische und physiologische Geschlichtsdifferenzierungen (Untersuchungen an Basidiomyceten) (*Verh. d. Physikal. med. Gesellschaft zu Wurzburg*, 1919, p. 18).

— Urocystis Anemones (*Zeitschrift f. Bot.*, Bd. XIII, 1921, p. 290).

HIRMER (MAX.), Zur Kenntniss der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten (*Zeitschrift f. Bot.*, Bd. XII, 1920, p. 657).

III

LA "FLAGELLOSE" OU "LEPTOMONIASE" DES EUPHORBES ET DES ASCLÉPIADACÉES

1. **Historique.** — Lorsque le médecin major des troupes coloniales A. LAFONT, alors directeur du Laboratoire de microbiologie de l'île Maurice, annonça, en 1909, qu'il avait, avec le concours de son « attendant » DAVID, trouvé un organisme de la classe des Flagellés et voisin des Trypanosomes, qu'il nomma *Leptomonas Davidi*, dans le latex d'Euphorbes, cette découverte fit de suite sensation dans le monde des protistologistes et des pathologistes tropicaux. On ne connaissait alors les Trypanosomides que comme parasites d'animaux, capables de déterminer, par leurs représentants les plus élevés, les *Trypanosoma*, des maladies redoutables des Mammifères et de l'Homme. Leur parasitisme et leur action pathogène chez les plantes étaient donc imprévus. L'éminent directeur de ces *Annales* a jugé que l'attention des botanistes devait être appelée sur ces infections et a bien voulu me demander de résumer à leur intention l'état actuel de nos connaissances.

La découverte de LAFONT fut vite confirmée en de nombreux points du globe, et déjà, en 1912, nous pouvions, M. LAVERAN et moi, dans la seconde édition de notre *Traité des Trypanosomes et Trypanosomiases*, consacrer quelques pages à cette *flagellose* (c'est le nom adopté par LAFONT) des Euphorbes, relatant en particulier quelques résultats de transmission de l'infection par le moyen d'Insectes hémiptères. Nous ferons des emprunts à ce chapitre.

Depuis lors, la maladie, qui n'avait été encore rencontrée en

Europe que par C. França au Portugal, était découverte en Italie et en Sardaigne par Visentini, Monti, Laveran et Franchini. Tout récemment, à mon laboratoire de l'Institut Pasteur, un savant roumain, Zotta, l'observait chez des Euphorbes recueillies en France dans le département de Maine-et-Loire.

França qui, en 1914, avait déjà consacré un important mémoire à la flagellose des Euphorbes, complétait ses recherches en 1920 et décrivait en particulier l'évolution complète du *Leptomonas Davidi* chez un Insecte hémiptère, *Stenocephalus agilis.*

On ne peut douter que d'innombrables examens aient été pratiqués pour étendre à d'autres plantes à latex la découverte de Lafont. Jusqu'ici, on n'a trouvé de *Leptomonas* que chez des *Asclépiadacées* du Paraguay : Migone a signalé en 1916 une première espèce parasitée ; França vient d'en décrire une seconde. Nous traiterons de ces parasites des Asclépiadacées à la fin de notre Revue.

2. **Espèces d'Euphorbes parasités. Distribution géographique.** — Presque toutes les espèces d'Euphorbes reconnues parasitées sont des herbes annuelles; c'est exceptionnellement que des espèces vivaces ou arborescentes ont montré des *Leptomonas* dans leur latex.

L'espèce trouvée la plus communément infectée est *Euphorbia pilulifera*, nommée vulgairement Jean Robert à l'île Maurice. Son parasitisme a été reconnu à Maurice (Lafont), à la Réunion (Vincent), à Madagascar et à Mayotte (Carougeau, Lafont), à Madras (Donovan), à Zanzibar (Lafont), au Dahomey (Bouet et Roubaud), à Bamako, chef-lieu du Haut-Sénégal et Niger (A. Leger), à la Martinique (Noc et Stévenel), au Venezuela (Tejera).

Euphorbia thymifolia, rougette de Maurice, a été reconnue infectée aux îles Maurice, de la Réunion, Madagascar et Mayotte; *Euphorbia hypericifolia* à Maurice, à la Réunion, à la Martinique et au Venezuela.

Dans ce dernier pays, Tejera a encore observé des *Leptomonas* chez deux autres espèces, dont *Euphorbia prostata*,

ce qui porte à quatre le nombre total des espèces infectées du Vénézuela.

Euphorbia indica a été rencontrée infectée par RODHAIN et BEQUAERT au Katanga (Congo belge, Afrique centrale).

En Algérie, ÉT. SERGENT a trouvé *Leptomonas Davidi* dans le latex d'*Euphorbia peploides*.

LEBŒUF et JAVELLY ont reconnu l'existence de la flagellose des Euphorbes (*E. pilulifera*) à la Nouvelle-Calédonie.

En Europe, ce sont d'autres espèces qui sont atteintes : *Euphorbia peplus* (non parasitée à Maurice) et *Euphorbia segetalis* au Portugal ; les mêmes espèces et aussi *Euphorbia dulcis*, *falcata*, *nereifolia*, *virosa* (1), à Bologne, en Italie (VISENTINI pour *Euphorbia segetalis*, LAVERAN et FRANCHINI pour les autres espèces) ; *Euphorbia humifera* à Florence (LAVERAN et FRANCHINI) ; *Euphorbia grandis* à Catane, Sicile (*id.*) ; *Euphorbia Schimperiana* et *caproni* en Sardaigne (MONTI).

En France, l'infection a été observée par G. ZOTTA chez des *Euphorbia esula* var. *mosana* et *Euphorbia helioscopia*, recueillies à Ponligné (Maine-et-Loire).

3. **Action sur les Euphorbes.** — Comme nous l'avons dit, les Euphorbes herbacées sont surtout atteintes. Il y a quelques divergences de vues concernant les conséquences de cette infection pour la plante. LAFONT, dès le début, a affirmé qu'il y avait maladie de la plante, qui s'étiolait, puis flétrissait. FRANÇA a confirmé ces vues. Si d'autres auteurs n'ont pas décrit de phénomènes morbides, cela tient probablement au peu d'intensité des infections qu'ils ont observées.

Le parasitisme n'est pas seulement localisé aux rameaux de la tige, d'où l'on retire généralement le latex destiné à l'examen. RODHAIN et BEQUAERT ont rencontré le Flagellé dans la racine, la tige, la feuille, le pédoncule floral et même la paroi capsulaire des jeunes fruits.

LAFONT a fait remarquer le premier qu'une branche peut être parasitée et la branche voisine ne pas l'être. FRANÇA a insisté sur la localisation très étroite du parasite chez une

(1) Les pieds parasités de ces deux dernières espèces étaient représentés par de forts arbustes d'une soixantaine d'années.

plante ; il peut n'exister que dans quelques rameaux et même quelques feuilles ; de plus, l'infection n'a pas toujours le même caractère dans un même rameau, ce qui indique encore des localisations.

França a vu, en effet, que, quand on suit l'évolution des parasites au cours de l'infection d'un rameau, on observe des formes de dégénérescence, sans doute en raison de l'appauvrissement du milieu en latex. Parfois le parasite disparaît ; mais, d'ordinaire, c'est la partie atteinte de la plante qui succombe. França a observé l'atrophie des rameaux fortement infectés et il a pu, en infectant expérimentalement un rameau, déterminer son atrophie. Il n'est pas rare, avait observé précédemment Lafont, de voir des plantes conserver une branche ou deux en pleine végétation, à côté des autres tiges desséchées.



Fig. 1. — A gauche, un exemplaire sain d'*Euphorbia pilulifera* ; à droite, la même espèce parasitée (d'après Lafont).

C'est précisément en comparant des rameaux infectés et des rameaux indemnes qu'on se rend bien compte du pouvoir pathogène du Flagellé. D'abord les feuilles deviennent jaunâtres et se détachent facilement ; les rameaux qui les portent se dessèchent et s'atrophient (Voir fig. 1). On peut aussi, par cet examen comparatif, déceler les cas où l'infection est inapparente : elle ne porte parfois, en effet, que sur la croissance du rameau qui est arrêtée, alors que celle du rameau voisin et indemne continue normalement.

Lafont avait comparé l'appauvrissement du milieu intérieur de la plante à l'anémie que cause la présence des Trypanosomes pathogènes dans le sang des animaux. Nous devons

à França une étude attentive de l'histologie pathologique de la flagellose des Euphorbes. Le savant portugais fait remarquer que les tubes laticifères vont d'un bout à l'autre de la plante sans se cloisonner ni s'anastomoser. Il explique la localisation de l'infection, d'une part par les embolies dues à l'accumulation des Flagellés, d'autre part par l'indépendance des laticifères (?). Bien que les parasites soient limités à l'appareil laticifère, ils n'en exercent pas moins une action sur le tissu cellulaire, et en particulier ils déterminent son appauvrissement en amidon, puis la disparition de la chlorophylle. Il peut y avoir guérison quand la mort des *Leptomonas*, dont nous avons parlé, survient avant la disparition complète de l'amidon et de la chlorophylle.

La flagellose est donc une maladie de nutrition. França insiste encore sur un certain nombre de lésions cellulaires à partir du point d'inoculation ; nous aurons à y revenir.

L'infection expérimentale des Euphorbes a été obtenue pour la première fois par Noc et Stévenel à la Martinique; les inoculations étaient faites à la pipette Pasteur; les infections réalisées ainsi ont été particulièrement intenses. Des résultats positifs ont été obtenus depuis par divers auteurs, mais França fait remarquer qu'il n'a eu que deux succès, le premier avec un tube capillaire laissé en place vingt-quatre heures, le second en traversant un rameau avec un fil imbibé de latex parasité.

Nous devons citer à cette place les intéressants résultats obtenus par Laveran et Franchini en injectant à des *Euphorbia Sauliana* et *pilosa* de Paris des cultures d'une leptomonade, *Herpetomonas* (ou *Leptomonas*) *ctenocephali* var. *Chattoni*, isolée de la Puce du Chien en Tunisie par Chatton. Non seulement l'infection a réussi, mais les pieds infectés d'*Euphorbia Sauliana* ont eu un arrêt de développement, et les pousses se sont flétries ; le pied parasité d'*Euphorbia pilosa* était beaucoup moins vigoureux que le témoin.

4. Morphologie du « Leptomonas Davidi » chez l'Euphorbe. — On observe généralement le parasite en écrasant entre lame et lamelle une goutte de latex recueillie en brisant un rameau

d'Euphorbe ; il faut employer un fort objectif à sec, puisqu'il s'agit d'un microorganisme d'une vingtaine de μ, et diaphragmer convenablement.

A l'état frais, le *Leptomonas* ondule sur lui-même et ne se déplace pas très vite ; rarement il se tortille comme un ver. La lenteur de ces mouvements paraît tenir à la viscosité du latex, lequel, comme on le sait, montre à l'examen microscopique une infinité de petites grains de moins de 1 μ de dia-

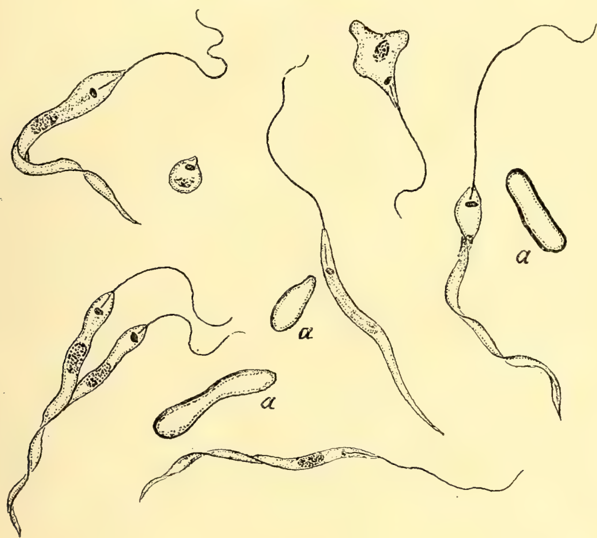


Fig. 2. — *Leptomonas Davidi* (figure tirée de LAVERAN et MESNIL : Trypanosomes et trypanosomiases, d'après LAFONT). — Formes diverses ; en *a*, grains d'amidon normaux du latex des Euphorbes.

mètre, animés d'un mouvement brownien, et aussi de gros grains d'amidon en forme d'osselets (*a*, fig. 2).

Avec un peu d'attention, et surtout quand, au bout d'un certain temps, les mouvements se sont ralentis, on arrive à distinguer un corps allongé qui paraît porter un fouet à chaque extrémité ; mais un examen plus attentif (complété par l'étude de préparations colorées) montre qu'une seule extrémité porte un véritable fouet ou flagelle ; l'autre extrémité va en s'atténuant régulièrement et a la forme d'un ruban qui a tendance à se tordre en hélice.

Pour une étude cytologique, des préparations colorées sont

nécessaires. On les obtient facilement en étalant le latex à la surface de lames bien propres, de la même façon qu'on étale du sang pour établir une formule leucocytaire ou pour rechercher des hématozoaires. On dessèche rapidement à l'air, puis on fixe à l'alcool absolu pendant cinq minutes (on peut aussi fixer aux vapeurs osmiques avant étalement du latex). On colore par une des nombreuses méthodes, devenues courantes, dérivées de la méthode initiale de Romanovsky, et dans laquelle une combinaison d'azur de méthylène (dérivé par oxydation du bleu de méthylène) et d'éosine agit sur les éléments et y différencie en rose-lilas la chromatine, en bleu violacé le cytoplasme. On se sert habituellement des méthodes de Giemsa et de Leishman (avec cette dernière, il n'est pas utile de fixer préalablement à l'alcool, car le colorant, en solution dans l'alcool méthylique pur, fait aussi office de fixateur).

Sur des préparations ainsi traitées et examinées à l'immersion en déposant simplement une goutte d'huile de cèdre sur la lame, on peut étudier la morphologie et la cytologie du Flagellé (Voir fig. 2 et 4).

La longueur du corps proprement dit est de 18 à 20 μ, la largeur maxima de 2 μ. Le protoplasme est pâle et on distingue nettement le noyau situé assez en avant et le blépharoplaste (ou centrosome) encore plus près de l'extrémité antérieure qui porte le flagelle. Celui-ci, qui mesure 11 à 15 μ, part nettement du blépharoplaste et se détache immédiatement du corps ; il n'y a aucune trace de membrane ondulante qui, chez les trypanosomes, est toujours bordée par le flagelle. La partie postérieure du corps va graduellement en s'atténuant ; elle a une structure rubanée qui lui donne l'apparence d'une membrane ondulante ; mais c'est une fausse apparence, car il est impossible de mettre en évidence un filament bordant.

La multiplication des *Leptomonas* se fait par division binaire longitudinale (Voir en particulier la fig. 4). Elle commence régulièrement par le blépharoplaste, qui se divise en deux ; l'un de ceux-ci entraîne l'ancien flagelle ; l'autre flagelle se forme *de novo*. Le noyau se divise ensuite ; l'axe de division n'est pas longitudinal, mais oblique, avec

inclinaison vers le blépharoplaste, d'où part le flagelle de nouvelle formation. La division du cytoplasme commence toujours par le pôle antérieur ; França signale, comme anomalie, un dédoublement de la partie postérieure sur une certaine longueur.

Les essais de culture sur milieux divers, en particulier sur de la gélose à laquelle a été incorporée du sang (milieu Novy-Mac Neal pour les trypanosomides), ou de la gélose amidonnée (Lafont) n'ont pas donné de résultats.

Entre les mains de divers expérimentateurs (Lafont, França), les essais d'inoculation aux animaux tels que la Souris n'ont rien donné. Seuls, Laveran et Franchini ont obtenu des infections légères en inoculant des Souris avec les parasites trouvés dans le latex d'*Euphorbia nereifolia*.

C'est seulement quand nous aurons fait connaître l'évolution du Flagellé des Euphorbes chez les Hémiptères transmetteurs que nous pourrons examiner la question de ses affinités zoologiques et du nom générique à lui attribuer.

5. **Modes de transmission. Évolution du « Leptomonas » chez les Hémiptères du genre « Stenocephalus »** (fig. 3). — Dès ses premières constatations, Lafont a soupçonné un ou plusieurs Hémiptères (vulgairement Punaises de plantes), vivant sur les Euphorbes, de transmettre l'infection. Partout où la flagellose des Euphorbes a été observée, des Hémiptères ont été rencontrés. Le fait suivant est suggestif à cet égard : à la Nouvelle-Calédonie, l'infection a été observée dans plusieurs localités ; dans une seule, où les Euphorbes n'étaient pas couvertes d'insectes, elle manquait (Lebœuf, *in* Laveran et Mesnil).

En examinant le contenu intestinal de ces Hémiptères des Euphorbes, Lafont a trouvé des *Leptomonas* chez une espèce, que Hovarth (de Budapest) a considérée comme nouvelle, *Euphorbiæ*, du genre *Nysius* (famille des Lygéides). En se servant de cet Hémiptère, Lafont a réussi à transporter, chez un plant d'*Euphorbia hypericifolia* déjà infecté, la maladie dans les branches encore indemnes et à infecter une plante saine.

L'*Euphorbia peplus*, qui n'a jamais été trouvée infectée spontanément à Maurice et qui ne porte que de très rares

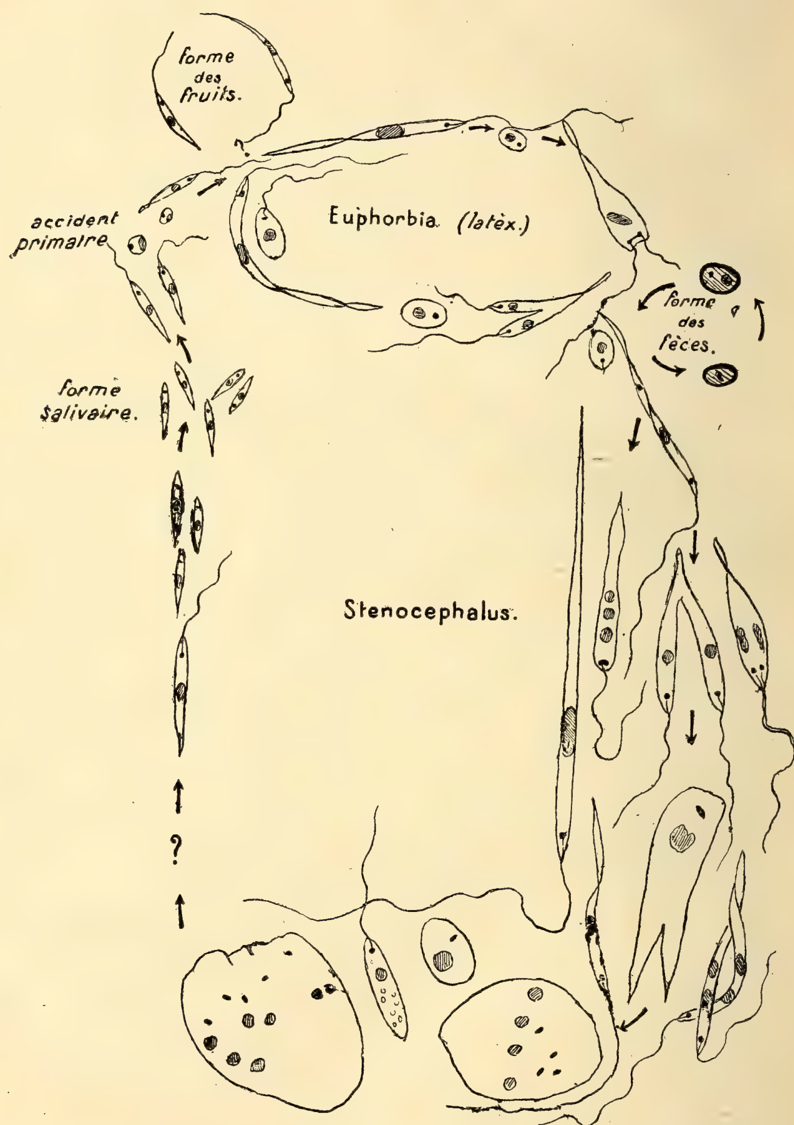


Fig. 3. — Cycle évolutif complet de *L. Davidi* évoluant chez l'euphorbe et chez le sténocéphale (d'après França, *Ann. Inst. Pasteur*, t. XXXIV).

Hémiptères, n'a jamais pu, au moyen des *Nysius*, être infectée expérimentalement.

Bouet et Roubaud, au même moment, obtenaient expé-

rimentalement l'infection des Euphorbes au Dahomey, en se servant du plus exclusif parmi les Hémiptères qui vivent sur les Euphorbes de cette contrée, le *Dieuches humilis*, également de la famille des Lygéides. Ils ont réussi, en nourrissant des Hémiptères sur des plantes fortement infectées, puis les portant sur des plantes saines, à infecter une de ces dernières.

Dès 1914, França avait pensé que les Insectes incriminés par Lafont, Bouet et Roubaud n'étaient que des convoyeurs mécaniques. Mais il n'avait pu déterminer quel est l'insecte hôte au Portugal. La difficulté tenait à ce que cet insecte, encore un hémiptère, *Stenocephalus agilis*, ne pique que le soir. França a pu depuis étudier toute l'évolution du *Leptomonas* chez cet Insecte, et son mémoire de 1920 est principalement consacré à cette question.

Le *Stenocephalus* appartient à la famille des *Coreidæ.*

França a donné quelques précisions sur son appareil digestif, qui se compose d'un long œsophage, d'un mésenteron très développé, d'un intestin postérieur mince et tortillé, d'une dilatation cæcale et enfin du rectum ; les glandes salivaires sont très longues et très grêles.

França a d'abord vu qu'il y avait concordance, pour les *Euphorbia segetalis*, qui vivent dans les landes, entre l'infection de l'Euphorbe et celle de l'Hémiptère. Les *Euphorbia peplus*, qui vivent dans les jardins, sont très rarement infectées ; elles portent des *Stenocephalus* indemnes. Le savant portugais a étudié l'infection naturelle des Insectes, puis leur infection expérimentale, réalisée dans les conditions suivantes : des *Stenocephalus* indemnes étaient placés dans une cage en tulle par l'ouverture de laquelle passaient des branches infectées d'*Euphorbia segetalis* ; on pouvait ainsi avoir des infections, déterminées par l'insecte, de date certaine.

França a reconnu qu'il y a, dans l'intestin de l'insecte, d'abord multiplication active par division binaire ou multiple ; cette multiplication présente quelques caractères qui la distinguent des divisions dans le latex de l'Euphorbe ; par exemple, allongement du noyau perpendiculairement à l'axe du parasite et non obliquement. Entre le troisième et le

quatrième jour, França a vu des formes, sans flagelle, avec noyau et blépharoplaste uniques, bifurquées en arrière, et qu'il pense provenir d'une conjugaison isogamique (Cf. le Flagellé *Copromonas subtilis* étudié par Dobell). Ce serait le premier exemple authentique d'une conjugaison chez les Trypanosomides.

A partir du quatrième jour, sans doute à la suite de cette conjugaison, les Leptomonades augmentent de dimensions ; on a des formes de 50 μ de long. Entre le quatrième et le huitième jour, apparaissent des formes très petites, qu'on trouve vers le huitième jour dans toute l'étendue du tube digestif, particulièrement dans le mésentéron, et qui envahissent plus tard les glandes salivaires, où elles parviennent vraisemblablement en remontant les canaux des glandes et où elles forment des amas énormes. Ces parasites mesurent 4,5 à 7 μ × 0 μ, 8 à 1 μ 5 ; leur cytoplasme est très pâle ; les noyaux et blépharoplastes tranchent bien ; il n'y a généralement pas de flagelle. On les retrouve sous la même forme dans la trompe.

Le Flagellé présenterait aussi des kystes ; mais ils sont rares. França en a vu une fois dans la trompe. Il semble bien que, d'ordinaire, le cycle évolutif de *Leptomonas Davidi* se passe entre l'hémiptère et la plante et que la contamination d'Hémiptère à Hémiptère doive être plutôt rare.

França a retrouvé, au point d'inoculation de l'Euphorbe dans ce qu'il a appelé les accidents primaires (petites taches noirâtres centrales entourées d'une zone rouge vif), avant toute invasion du latex, des petites formes qui rappellent les formes infectantes (métacycliques) : 6 μ, 7 à 10 μ, 5 × 1 μ, 5, avec flagelles de 7 μ, 5 à 10 μ, 5; il y a aussi des formes sans flagelles de 10 μ, 5 de long, des formes arrondies de 3 μ de diamètre et d'autres de 1 μ, 5 seulement.

Chez les Euphorbes, les enveloppes des fruits présentent des formes ordinaires du latex ; mais les fruits eux-mêmes renferment des formes plus petites, dont certaines dépourvues de flagelle ; on y trouve aussi quelques petits kystes uninucléés, d'attribution génétique incertaine. Ils ne seraient pas indispensables pour la perpétuation de l'infection d'une

année à l'autre, car França a vu des *Euphorbia segetalis* conserver des Leptomonades dans leur latex pendant l'hiver ; de plus, les *Stenocephalus*, qui hivernent, transmettent au printemps leur infection aux Euphorbes.

Ces constatations fort intéressantes de França ne nous paraissent nullement exclusives de celles de ses prédécesseurs, et il faut noter à cet égard que Laveran et Franchini, qui ont recherché d'une façon spéciale des *Stenocephalus* sur des pieds d'Euphorbes parasités, n'ont jamais pu en capturer. En revanche, ils ont capturé des *Nysius* renfermant des Flagellés dans leur tube digestif, ce qui les a amenés à soupçonner ces Insectes, déjà incriminés par Lafont à l'île Maurice, de jouer le rôle de vecteurs.

Cette question de la diversité des Insectes vecteurs est peut-être liée à celle de la diversité d'espèces de *Leptomonas* parasites des Euphorbes. Lafont avait déjà entrevu cette possibilité ; mais les résultats acquis à ce jour ne permettent pas encore d'envisager la solution de cette question. Notons pourtant que Laveran et Franchini viennent de signaler, chez des *Euphorbia nereifolia* et *virosa* de Bologne, représentées par des arbustes âgés, des parasites d'un type inhabituel : éléments sphériques ou ovalaires avec noyau seul ou bien avec noyau et centrosome, mais sans flagelle. Visentini en avait signalé précédemment de semblables chez une *Euphorbia segetalis*.

Il résulte encore des dernières recherches de Laveran et Franchini que les *Leptomonas* ne sont pas les seuls protistes parasites du latex des Euphorbes : ils ont en effet rencontré chez deux *Euphorbia peplus* des environs de Syracuse des Spirochètes assez nombreux de $6\mu,5 \times 0\mu,5$. Ils seraient aussi transmis par les Punaises des plantes.

6. **Leptomonades des Asclépiadacées.** — Migone a découvert, en 1916, dans le suc lactescent d'une Asclépiadacée, *Araujia angustifolia* (= *Funastrum bonœriensis* var. *riparium* et *typicum*), croissant dans les marécages du Rio Salado, au Paraguay, un Trypanosomide, voisin de *Leptomonas Davidi*.

Toutes les parties de la plante sont envahies par le parasite; il persiste même en hiver quand la plante est réduite à son

tronc et à ses fines tiges. La transplantation fait disparaître les flagellés ; les plantes nées de graines infectées ne sont pas parasitées.

Ce flagellé de l'*Araujia*, nommé par Migone *Leptomonas Elmassiani*, est plus petit que le *Leptomonas Davidi*; comme lui, il a le corps tordu sur lui-même en arrière.

Il a été retrouvé depuis par E. Cordero en Uruguay. Migone, d'abord, n'avait trouvé aucun Insecte sur la plante (qui couvre de ses branches excessivement délicates et de son

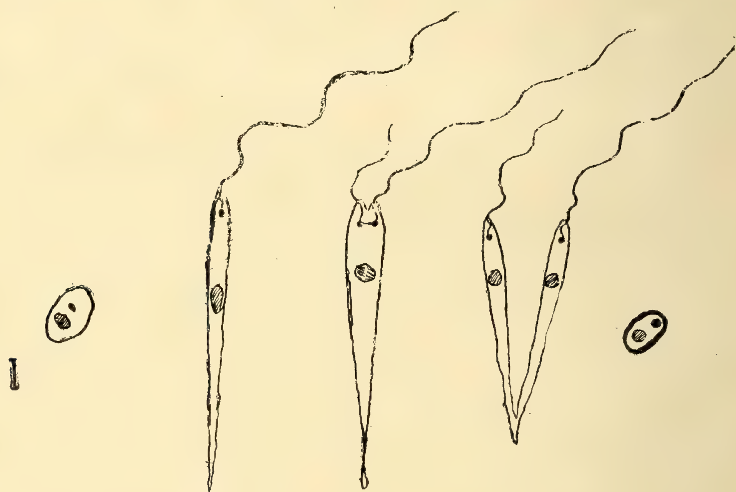


Fig. 4. — Schéma mettant en évidence les caractères principaux des *Leptomonas* au sens de França et leur division longitudinale.

épais feuillage les arbres qui se trouvent à proximité). Il y a recueilli depuis un Hémiptère, *Oncopeltus lactuosus*, dont l'intestin renferme de nombreuses formes leihsmaniennes de 3-3 μ,7 × 2 μ,2-2 μ,9 μ, avec noyau et blépharoplaste volumineux.

Migone a encore trouvé au Paraguay une autre Asclépiadacée, le *Morrenia odorata*. L'étude du Flagellé vient d'être faite par França, qui le nomme *Leptomonas Bordasi*.

Ce *Leptomonas* est plus long que *Leptomonas Davidi*, dont les dimensions se trouvent ainsi intermédiaires entre celles des deux parasites des Asclépiadacées. Voici les dimensions comparées, d'après França :

	Corps proprement dit.	Flagelle.
L. Elmassiani...........	12-15 μ	4,5-7,5 μ
L. Davidi..................	16,5-19,5 μ	10,5-16 μ
L. Bordasi...............	24-27 μ	5-9 μ

Chez *Leptomonas Elmassiani* comme chez *Leptomonas Davidi*, au cours de la division longitudinale, le blépharoplaste se divise toujours avant le noyau, qui a un axe de division oblique. Chez *Leptomonas Bordasi*, la division du noyau précède celle du blépharoplaste, et elle se fait suivant une ligne parallèle à l'axe du parasite. Fait curieux, l'apparition du nouveau flagelle coïncide avec la division du noyau et non avec celle du blépharoplaste.

Les plantes infectées par les *Leptomonas Elmassiani* et *Bordasi* ne paraissent pas malades.

L'infection n'a pu être reproduite expérimentalement ni le parasite cultivé. Migone, en revanche, avait obtenu une première culture de *Leptomonas Elmassiani* sur gélose au sang humain.

7. **Affinités des Leptomonades végétales.** — Par tous leurs caractères chez les plantes parasitées, les Flagellés que nous venons de passer en revue appartiennent indubitablement à la famille des Trypanosomides, qui comprend les *Euflagellata monadina*, dont le corps, plus ou moins allongé, renferme, en plus du noyau, une autre masse chromatique, de plus petite taille et de structure homogène, d'où part un flagelle unique. Ce flagelle borde ou non une membrane ondulante ; le premier cas est celui des trypanosomes proprement dits ; le second est celui d'un grand nombre de parasites qui paraissent propres aux Insectes, et pour lesquels on discute si leur nom générique doit être *Leptomonas* ou *Herpetomonas*. Nous n'entrerons pas dans cette discussion, qui nous entraînerait trop loin et n'aurait qu'un intérêt restreint pour les lecteurs de ces *Annales*, et nous adopterons le nom *Leptomonas* employé par Lafont et dont França a précisé la définition : le flagelle prend *directement* naissance à un *petit* blépharoplaste situé en avant du noyau ; au moment de la division, il y a un flagelle de nouvelle formation (Voir fig. 4).

Mais une question plus intéressante se pose, celle de savoir

s'il ne faut pas user d'un nom spécial en raison du parasitisme végétal du Flagellé, de même qu'on maintient le nom *Leishmania* pour divers parasites humains, qui sont de véritables *Leptomonas* sous leur forme flagellée. DONOVAN, dès 1909, a proposé le mot *Phytomonas*. Pour l'instant et malgré les progrès que FRANÇA, dans son mémoire de 1920, a fait faire au cycle évolutif de *Leptomonas Davidi*, il ne nous paraît pas encore possible de décider si ce Flagellé doit être maintenu dans le genre *Leptomonas* (avec *Leptomonas drosophilæ* CHATTON comme espèce type), ou doit passer dans un autre genre qui serait *Phytomonas* (1).

Il serait plus intéressant encore de savoir si ces Flagellés des plantes ne sont pas tout simplement des flagellés d'insectes « égarés » chez ces plantes, où ils auraient trouvé un bon milieu de culture. S'il en est ainsi, — ce qui est loin d'être démontré, — il faut convenir qu'ils ont déjà acquis un certain nombre de caractères particuliers, par exemple cette extrémité postérieure rubanée et tordue sur elle-même.

FÉLIX MESNIL,
Professeur à l'Institut Pasteur.

(1) Helen Adie (*Indian J. of med. Res.*, t. IX, f. 2, oct. 1921) vient de décrire, pour la *Leishmania* du kala azar humain, une évolution chez la Punaise des lits avec stades intracellulaires aflagellés qui rappellent les stades semblables des glandes salivaires des *Stenocephalus*. Il serait curieux que les *Leptomonades* végétales fussent des *Leishmania* !

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BOUET et ROUBAUD, *C. R. Soc. Biologie*, t. LXX, janv. 1911, p. 55.
2. CAROUGEAU, *in* LAFONT.
2 *bis*. E. CORDERO, *in* FRANÇA, 1921.
3. C. DONOVAN, *Lancet*, 20 nov. 1909, p. 1495.
4. C. FRANÇA, *Bull. Soc. Path. exot.*, t. IV, oct. et déc. 1911, p. 532 et 669. — *Arch. f. Protistenk.*, t. XXXIV, 1914, p. 108 ; — *Ann. Inst. Pasteur*, t. XXXIV, juill. 1920, p. 432 ; — *Ann. Soc. belge méd. trop.*, t. I, f. 2, mai 1921.
5. A. LAFONT, *C. R. Soc. Biologie*, t. LXVI, 19 juin 1909 ; — *Ann. Inst. Pasteur*, t. XXIV, 1910, p. 205 ; — *C. R. Soc. Biologie*, t. LXX, janv. 1911, p. 55 ; — *Bull. Soc. path. exot.*, t. IV, 1911, p. 464.
6. A. LAVERAN et G. FRANCHINI, *Bull. Soc. path. exot.*, t. XIII, déc. 1920, p. 796 ; t. XIV, mars et avril 1921, p. 148 et 205.

7. A. LAVERAN et F. MESNIL, Trypanosomes et Trypanosomiases, 2e édit., p. 957.
8. LEBŒUF et JAVELLY, voir MESNIL, *Bull. Soc. path. exot.*, t. IV, 1911, p. 464.
9. A. LEGER, *ibid.*, nov. 1911, p. 625.
10. MIGONE, *ibid.*, t. IX, 1916, p. 356.
11. MONTI, *in* VISENTINI.
12. F. NOC et L. STÉVENEL, *Bull. Soc. path. exot.*, t. IV, 1911, p. 461.
13. J. RODHAIN et J. BEQUAERT, *ibid.*, p. 198.
14. SERGENT (ÉT.), *Arch. Inst. Pasteur Afrique du Nord*, t. I, mars 1921, p. 58.
15. E. TEJERA, *Public. Acad. méd. Caracas*, Venezuela, 1918.
16. VINCENT, *Bull. Soc. Path. exot.*, t. XII, juil. 1920, et *in* LAFONT.
17 VISENTINI, *Rendiconti d. R. Accad. d. Lincei*, t. XXIII, 5e édit., f. 12, 1914.
18. ZOTTA, *C. R. Soc. Biologie*, t. LXXXV, 2 juil. 1921, p. 226.

P.-S. — Dans le latex des troncs, rameaux et feuilles d'arbustes assez âgés des jardins botaniques de Bologne et de Florence, appartenant à la famille des Apocynées et aux espèces *Acokanthera spectabilis* et *venenata*, FRANCHINI vient de trouver (Voir *Pathologica*, 1er octobre 1921) des Flagellé qui paraissent devoir être classés dans le même genre *Leptomonas* que ceux des Euphorbes et des Asclépiadacées. FRANCHINI les nomme *Herpetomonas* (*Leptomonas*) *apocynæ*.

Sur les frottis, les individus sont plus ou moins repliés sur eux-mêmes. Le flagelle, qui part d'un blépharoplaste antérieur, est court et paraît manquer parfois. La partie postérieure du corps n'est pas rubanée. Il y aurait non seulement division longitudinale, mais encore division transversale.

LIVRES ET OUVRAGES NOUVEAUX

Anastasia (Emilio) : I. *Le Nicotianæ* (Le forme elementari della composizione dei vegetali o l'origine della specie. Filogenese delle Nicotianæ) (*Bolletino tecnico*, n. 4, anno 1920. Ministerio delle Finanze. Direzione generale dei Monopoli industriali, 1920, Scafati).

Anastasia (Emilio), Araldica Nicotianæ, 2 vol., un de planches (Direzione generale privative Ministero Finanze, Scafati, 1914).

Bernard (Noël), Principes de biologie végétale, Alcan, 1921.

Caullery, Le parasitisme et la symbiose, Doin, 1921.

Chauveaud (Gustave), La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie (avec 54 figures, 155 pages).

Cuénot, La genèse des espèces animales, Alcan, 1921.

Cunningham, Apure culture method for Diatoms (*Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, XXXV, fév. 1921, 2 photogravures).

Denis (Marcel), Les Euphorbiacées des îles australes d'Afrique, 150 pages, 1921, Nemours, Imprimerie nemourienne.

Janet (Charles), Considération sur l'être vivant. II. L'individu, la Sexualité, la Parthénogenèse et la Mort, au point de vue orthobiontique, Beauvais, Dumontier, 1921.

Lumière (Auguste), Rôle des colloïdes chez les êtres vivants, Masson, 1921.

Maquenne, Précis de physiologie végétale, collect. Payot, 1921.

Molliard, Nutrition de la plante. I : Échanges d'eau et de substances minérales. II : Formation des substances ternaires, Doin, 1921.

Sée (Pierre), Louis Matruchot, 5 p. Maretheux, imp., rue Cassette.

Serin, Une visite aux pays grands producteurs de blé, Public. agricoles de la Comp. chemins de fer du Midi.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME III DE LA 10e SÉRIE

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

3547-21. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01540 9394